



Service Enseignement et
Formation en Elevage
Campus de Baillarguet
TA A-71/B
34980 Montferrier sur Lez



Faculté des Sciences
Place Eugène Bataillon
34090 Montpellier Cedex 5



Ecole Vétérinaire
23 chemin des Capelles
31076 Toulouse

MASTER ECOLOGIE ET BIODIVERSITE
SPECIALITE MATED MALADIES TRANSMISSIBLES : ENVIRONNEMENT, DYNAMIQUE

PARCOURS SAEPS

SANTE ANIMALE ET EPIDEMIOSURVEILLANCE DANS LES PAYS DU SUD

RAPPORT DE STAGE
Deuxième année de Master

LA TIQUE DURE *AMBLIOMMA VARIEGATUM* (ACARI, IXODIDAE) A MADAGASCAR :
DETERMINATION DE SEUILS DE TEMPERATURE POUR LA METAMORPHOSE DE LA NYMPHE
GORGEE A L'ADULTE.

Présenté par
Claire GUINAT

Réalisé sous la direction de : Renaud Lancelot, Unité CMAEE
Organisme et pays : CIRAD Baillarguet, Montpellier, France & FOFIFA-DRZV, Antananarivo,
Madagascar
Tuteur : Karen MacCoy, IRD Montpellier, MIVEGEC
Période du stage: 15 mars au 17 août 2012
Date de soutenance : septembre 2012

Année universitaire 2011-2012

TITRE

La tique dure *Amblyomma variegatum* (Acari, Ixodidae) à Madagascar: détermination de seuils de température pour la métamorphose de la nymphe gorgée à l'adulte.

RESUME

Depuis les 30 dernières années, la tique tropicale *Amblyomma variegatum* (Acari, Ixodidae) a étendu sa répartition sur les Hauts Plateaux de Madagascar. Le contrôle des populations d'*A. variegatum* et des maladies associées (cowdriose et dermatophilose) serait plus facile si nous étions capables de prédire la répartition de la tique dans différents environnements. Un modèle de dynamique de populations du stade nymphal au stade adulte a été élaboré pour étudier les effets de la température sur le développement de la tique. Des nymphes gorgées ont été placées dans des cages à 6 altitudes différentes et la température a été mesurée toutes les 15 min sur chaque site. Les taux de métamorphose de la tique ont été modélisés selon des temps d'attentes température-dépendants, en utilisant les données obtenues sur les Hauts Plateaux de Madagascar. Par une approche bayésienne et un algorithme de simulation Monte Carlo de chaînes de Markov (MCMC), nous avons déterminé les paramètres seuil de température définissant la métamorphose nymphale d'*A. variegatum*. Les résultats ont montré que les conditions actuelles de température à Madagascar sont convenables pour la tique, même aux altitudes les plus élevées auxquelles l'élevage bovin est pratiqué (jusqu'à environ 2 000 m), bien qu'elles puissent diminuer le taux de métamorphose et probablement augmenter le taux de mortalité. Toutes les zones d'élevage sont donc maintenant exposées au risque d'infestation par *A. variegatum*, hormis les régions les plus arides du sud-ouest malgache. Concernant les paramètres contrôlant la métamorphose nymphale d'*A. variegatum*, la température seuil de métamorphose **de l'air** a été estimée à 1,0°C ($IC_{95\%} = [0,5 ; 1,5]$) ; d'autre part, pour que la métamorphose puisse se produire, le cumul minimal au-dessus de ce seuil a été estimé à 442 degrés Celsius * jours ($IC_{95\%} = [428 ; 456]$). Des recherches supplémentaires sur les relations entre la température et la métamorphose des nymphes sont attendues pour que le modèle de prédiction puisse évaluer le risque potentiel d'expansion de la tique.

MOTS CLES

Amblyomma variegatum ; métamorphose ; température seuil; degrés * jours seuil ; modélisation ; Madagascar

ENGLISH TITLE

Amblyomma variegatum hard tick (Acari, Ixodidae) in Madagascar: determination of temperature thresholds for the engorged nymph-to-adult metamorphosis.

ABSTRACT

For the last 30 years, the tropical bont tick, *Amblyomma variegatum* (Acari, Ixodidae), has been expanding its distribution in Madagascar central highlands. Control of *A. variegatum* populations and associated diseases, heartwater and dermatophilosis, would be easier if we were able to predict suitable tick habitat across various environments. A population dynamic model targeting nymphal to adult stages was designed to study the effect of temperature on tick development. Engorged nymphs were placed in cages at 6 different altitudes and temperature was recorded every 15 minutes on each site. Rates of tick metamorphosis were modeled using a temperature-dependant time delay Bayesian model based on the collected data. Using this model and a MCMC simulation algorithm we estimated temperature thresholds for development. Results showed that temperature conditions are currently suitable for the tick, even at high altitudes (up to 1980m), although they likely reduce moulting rates and increase mortality rates. Therefore, the whole island may be at risk of *A. variegatum* infestation, with the exception of arid south-western regions. An **air** threshold temperature of 1,0°C ($IC_{95\%} = [0,5 ; 1,5]$) was estimated for metamorphosis, and a minimal threshold of 442 cumulative Celsius degree * days ($IC_{95\%} = [428 ; 456]$) was required for metamorphosis. Further additional research targeting the temperature~metamorphosis relationship are required such that predictive modeling may provide risk assessments concerning the potential for *A. variegatum* to further expand its distribution.

KEY WORDS

Amblyomma variegatum ; metamorphosis ; threshold temperature; threshold degree * days ; modeling ; Madagascar

Sommaire

Sommaire.....	4
Table des illustrations.....	6
Figures	6
Tableaux	6
Remerciements.....	7
I. Introduction.....	8
1. Contexte	8
2. Objectifs de la thèse	9
II. Biologie de la tique <i>Amblyomma variegatum</i>	10
1. Systématique de la tique <i>Amblyomma variegatum</i>	10
2. Biologie de la tique <i>Amblyomma variegatum</i>	10
2.1. Cycle de vie	10
2.2. Nature des hôtes	11
3. Importance économique	12
3.1. Pertes directes.....	12
3.2. <i>Amblyomma variegatum</i> : vectrice d'agents pathogènes.....	12
3.2.1. La cowdriose.....	12
3.2.2. La dermatophilose	12
3.2.3. Autres maladies transmises.....	13
4. Répartition géographique d' <i>Amblyomma variegatum</i>	13
4.1. Répartition mondiale.....	13
5. L'environnement malgache	14
5.1. L'île de Madagascar	14
5.2. Dynamique saisonnière de la tique	15
5.3. Température et métamorphose de la nymphe à l'adulte	16
III. Détermination de seuils de température pour la métamorphose de la nymphe gorgée à l'adulte de la tique <i>Amblyomma variegatum</i>	17
1. Matériel et méthodes.....	17
1.1. Protocole expérimental	17
1.1.1. Villages sélectionnés.....	17
1.1.2. Type et placement des cages	18
1.1.3. Type d'élevage des villages	19
1.2. Relevés climatiques	20
1.3. Gorgement des nymphes	20
1.4. Constitution et mise en place des cohortes	21
1.5. Observations des tiques	21
2. Description des données obtenues	22
2.1. Les tiques	22
2.1.1. Données brutes	22
2.1.2. Approximation des taux instantanés.....	22
2.2. Données climatiques	23
2.2.1. Température.....	23
2.2.2. Humidité relative	24

2.3. Résultats des descriptions	24
2.3.1. Métamorphose	24
2.3.2. Métamorphose et degrés jours	24
3. Modélisation de la métamorphose nymphe-adulte selon la température.....	25
3.1. Principes de construction du modèle	25
3.2. Etape 1 : système dynamique à deux compartiments	26
3.2.1. Système d'équations différentielles.....	26
3.2.1.1. Solution de l'équation différentielle.....	27
3.2.1.2. Probabilités de métamorphose individuelle	27
3.3. Etape 2 : choix du modèle de métamorphose	27
3.3.1. Seuils de température et de degrés * jours	27
3.3.2. Modèles de métamorphose	28
3.4. Etape 3 : approche bayésienne	29
3.4.1. Modèles statistiques.....	29
3.4.1.1. Distributions a priori.....	30
3.4.1.2. Vraisemblance	30
3.4.2. Estimation des paramètres par la méthode de simulations MCMC	31
4. Résultats	31
4.1. Choix du modèle adéquat.....	31
4.2. Lois <i>a posteriori</i>	32
4.3. Ajustement du modèle.....	33
IV. Conclusion et perspectives.....	34
1. Conclusion	34
2. Perspectives.....	36
2.1. Redéfinir les données tiques et température ?.....	36
2.2. Pratique d'élevage et densité d'hôtes, autres facteurs ?.....	37
V. Bibliographie.....	39
VI. Annexes	42
Annexe 1 : Localisation des sites de 2010 et 2011	42
Annexe 2 : Données entomologiques disponibles pour le site T	43
Annexe 3 : Calcul des taux instantanés	45
Annexe 4 : Suivi de la température sur les sites 2010 et 2011	47
Annexe 5 : Inférence bayésienne	48
Annexe 6 : Distributions <i>a priori</i> non-informatives	49

Table des illustrations

Figures

Figure 1. Mâle (à gauche) et femelle (à droite) d' <i>Amblyomma variegatum</i> (Cliché Guinat C.).....	10
Figure 2. Cycle de la tique <i>Amblyomma variegatum</i> (d'après Chartier et al. 2000)	11
Figure 3. Répartition géographique d' <i>Amblyomma variegatum</i> (d'après Chartier et al. 2000)	13
Figure 4. Zones d'absence (cercles bleus) d' <i>Amblyomma variegatum</i> à Madagascar (d'après Raliniaina 2003 et Walker et al. 2003).....	15
Figure 5. Zones de dépôt des cages sur les sites A et M (Cliché Guinat C.).....	18
Figure 6. Photo de bovins parqués sur les sites A et M (Cliché Guinat C.)	19
Figure 7. Sac sur les oreilles d'un lapin (à gauche), nymphes en gorgement sur une oreille de chèvre (à droite) (Cliché Guinat C.).....	20
Figure 8. Nymphes gorgées d' <i>Amblyomma variegatum</i> (à gauche), cages contenant les cohortes (à droite) (Cliché Guinat C.).....	21
Figure 9. Taux instantanés de métamorphose des sites 2010 et 2011 selon le temps de suivi	23
Figure 10. Nature des relations dans un système nymphe-adulte	26
Figure 11. Modèle 1 avec $\theta_3 = 6$, Modèle 2 avec $\theta_3 = 1$	29
Figure 12. Distributions <i>a posteriori</i> des paramètres θ_1 (à gauche) et θ_2 (à droite) du modèle 2.....	32
Figure 13. Pourcentages d'adultes selon le mois de saison sèche sur le site A de 2010 : données (points) et valeurs ajustées du modèle 2 (lignes)	33
Figure 14. Localisation des sites d'étude avec l'altitude et la présence (couleur rouge) ou non (couleur verte) d' <i>Amblyomma variegatum</i>	42
Figure 15. Températures quotidiennes moyennes, minimales et maximales 2010 et 2011	47
Figure 16. Philosophie de l'approche bayésienne	48

Tableaux

Tableau 1. Valeurs des paramètres du modèle 2	32
Tableau 2. Données entomologiques disponibles pour le site T.....	43
Tableau 3. Distributions <i>a priori</i> non-informatives	49

Remerciements

A Monsieur le Docteur Renaud Lancelot,

De l'unité CMAEE du CIRAD,

Pour m'avoir encadré tout au long de ce stage.

Qu'il trouve ici l'expression de mes remerciements et de mon profond respect.

A Monsieur David Pleydell,

De l'unité CMAEE (INRA) du CIRAD,

Pour son remarquable apprentissage de la modélisation et pour ses conseils avisés.

Et qui avec disponibilité et bienveillance m'a permis de mener à bien ce stage.

Sincère reconnaissance.

A Monsieur le Docteur Frédéric Stachurski,

De l'unité CMAEE (DRZV-FOFIFA) du CIRAD,

Pour ses nombreux rappels sur la biologie de la tique et pour ses conseils avisés.

Pour sa disponibilité et les journées de terrain à Madagascar.

Sincères remerciements.

A Madame le Docteur Karen McCoy,

De l'unité MIVEGEC de l'IRD,

Pour sa disponibilité et son aide précieuse dans la réalisation de notre travail.

Sincères remerciements.

A l'équipe de l'unité CMAEE du CIRAD de Montpellier,

Pour leur aide, leurs conseils et leur accueil.

Sincères remerciements.

A l'équipe du DRZV du FOFIFA à Madagascar,

Pour leur précieuse collaboration, leurs conseils et leur accueil.

Sincères remerciements.

I. Introduction

1. Contexte

De nombreuses espèces de tiques (familles des *Ixodidae* et des *Argasidae*) sont vecteurs de divers micro-organismes (protozoaires, bactéries, virus) aux vertébrés. Ces tiques sont ainsi responsables de maladies graves qui ont un impact sanitaire et économique très important. Bien que parasites obligatoires, elles passent plus de 90 % de leur cycle de vie à l'état libre. Elles sont, par conséquent, soumises à l'influence des facteurs abiotiques, plus particulièrement la température et l'humidité relative. De même, la durée du cycle est dépendante de plusieurs autres facteurs tels que la disponibilité, la densité et la nature des hôtes dans leur biotope.

Cependant, les facteurs clés de la durée du cycle restent les conditions climatiques déterminées essentiellement par la température et l'humidité relative (Cumming 2002). C'est ainsi que Branagan (1973) relie la durée de vie de *Rhipicephalus appendiculatus*, vecteur de *Theileria parva* en Afrique de l'Est, directement à la température. Dans les conditions naturelles, sous température élevée, il est possible pour *Rhipicephalus appendiculatus* d'accomplir son cycle de développement en 4 à 5 mois alors que pendant la saison fraîche, ce cycle peut durer plus d'un an. Des variations de quelques degrés affectent considérablement les durées de chaque phase du cycle de la tique (Branagan 1973).

Ces dernières années, les changements climatiques ont touché la répartition et l'abondance de tiques dans différentes régions. Des exemples montrent que les tiques sont capables de survivre et de s'installer dans de nouvelles zones (Cumming et Van Vuuren 2006; Gray et al. 2009). En Europe, la tique *Ixodes ricinus*, vecteur de plusieurs pathogènes (*Babesia*, *Borrelia*, *Anaplasma*, virus de l'encéphalite...) est présente dans plusieurs localités au nord de la Tunisie où l'été est très chaud et sec (Bouattour et al. 1999; Gray et al. 2009). L'augmentation prédite de la température en Afrique du Nord (3 à 5 °C en 2100 (Mendonça 2004)) pourrait favoriser la progression de l'aire de distribution des tiques thermophiles comme *Hyalomma dromedarii* (vecteur de *Theileria annulata*) des zones sahariennes et arides vers les zones actuellement semi-arides et sub-humides.

La tique *Amblyomma variegatum*, originaire d'Afrique, a été signalée à Madagascar en 1899 (Uilenberg et al. 1979). Parasite des ruminants, *A. variegatum* pose un problème majeur à

Madagascar par son rôle pathogène direct (spoliation sanguine, plaies, boiteries...) à l'origine d'une baisse de l'état général et des performances zootechniques (Chartier et al. 2000).

Par ailleurs, la distribution de la tique s'est élargie depuis les années 1970 sur les Hauts Plateaux de Madagascar et elle est désormais présente de façon permanente dans des zones auparavant indemnes (P. Rahajarison, thèse de médecine vétérinaire en cours, 2010). En effet, cette tique était jusqu'alors rare sur les Hauts Plateaux de l'île il y a 30 ans. On estimait que, si elle pouvait être retrouvée entre 1100 et 1400m d'altitude « *le long des routes suivies par les troupeaux de bœufs en provenance des régions basses de l'ouest et en marche vers l'abattoir de la capitale* », il n'était en revanche « *pas certain qu'elle puisse se maintenir dans la région d'Antananarivo sans apport continu en provenance de l'ouest* » (Uilenberg et al. 1979).

Une étude menée par le CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) et le FOFIFA-DRZV (Centre National pour le Développement Rural – Département de Recherches Zootechniques et Vétérinaires) depuis 2010 cherche à déterminer jusqu'à quelle altitude et dans quels écosystèmes la tique *A. variegatum* pourrait s'installer durablement. Pour répondre à cette question, un dispositif expérimental a été mis en place : des nymphes ont été placées sur différents sites à des altitudes (et donc des températures) variables, en 2010 et 2011 afin de suivre leur devenir. L'hypothèse était que les conditions climatiques, comme la température ou l'humidité, pouvaient être les facteurs influençant la métamorphose de la nymphe (le stade de la tique présent dans le milieu au moment de la période la plus froide de l'année, de juin à octobre (saison sèche)) en adulte, et donc l'installation de la tique sur certains sites (Sonenshine et al. 1993).

2. Objectifs de la thèse

Ce travail de thèse vise à éclaircir les liens éventuels entre la température et la métamorphose de la nymphe de tique *A. variegatum*. Il se fixe deux objectifs : le premier, essentiellement bibliographique, consiste en une synthèse des connaissances actuelles sur la biologie de la tique *A. variegatum*. Le second objectif est de déterminer les paramètres seuil de température pour la métamorphose de la nymphe permettant l'installation et le développement de la tique *A. variegatum* sur les Hauts Plateaux de Madagascar. Pour cela, un modèle de métamorphose en fonction de la température a été développé et utilise les données obtenues lors de l'expérience menée conjointement par le CIRAD et le FOFIFA-DRZV.

II. Biologie de la tique *Amblyomma variegatum*

1. Systématique de la tique *Amblyomma variegatum*

Les tiques sont des Arthropodes de la classe des Arachnides, appartenant à la sous classe des Acariens, ordre des Ixodida (Morel 1966). *A. variegatum* fait partie du sous-ordre des Ixodina, de la super-famille des Ixodoidea et de la famille des Amblyommidae (Camicas et al. 1998). A Madagascar, deux espèces d'Ixodidés ont pour hôtes sélectifs les ruminants : *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* et *A. variegatum*. *R. (Boophilus) microplus* a un pouvoir pathogène direct et indirect (vecteur des babésioses à *Babesia bigemina* et *Babesia bovis* et un des vecteurs de l'anaplasmose à *Anaplasma marginale* et de la Fièvre Hémorragique de Crimée Congo (CCHF)) relativement modeste sur le bétail rustique, à la différence d'*A. variegatum* dont le long rostre induit plaies et abcès et qui est l'espèce de tique la plus néfaste à l'élevage et qui nécessite d'être combattue en priorité (Figure 1).



Figure 1. Mâle (à gauche) et femelle (à droite) d'*Amblyomma variegatum* (Cliché Guinat C.)

2. Biologie de la tique *Amblyomma variegatum*

2.1. Cycle de vie

La tique *A. variegatum* passe par 3 stades au cours de son développement : larve, nymphe puis adulte, séparés par les métamorphoses larvaires puis nymphales (Figure 2). C'est une tique à trois hôtes (cycle trixène) : chacun des stades successifs infeste un animal sur lequel elle effectue un unique repas sanguin (Figure 2). La durée du repas d'*A. variegatum* varie de 7 à 15 jours selon les stades. Sur un plan épidémiologique, le risque de transmission d'agents pathogènes entre les hôtes est augmenté. Après gorgement, la tique se détache de son hôte et tombe au sol pour se métamorphoser ou pondre (Petney et al. 1987; Chartier et al. 2000). Elle est dite exophile, son habitat étant représenté par des milieux ouverts et herbacés.

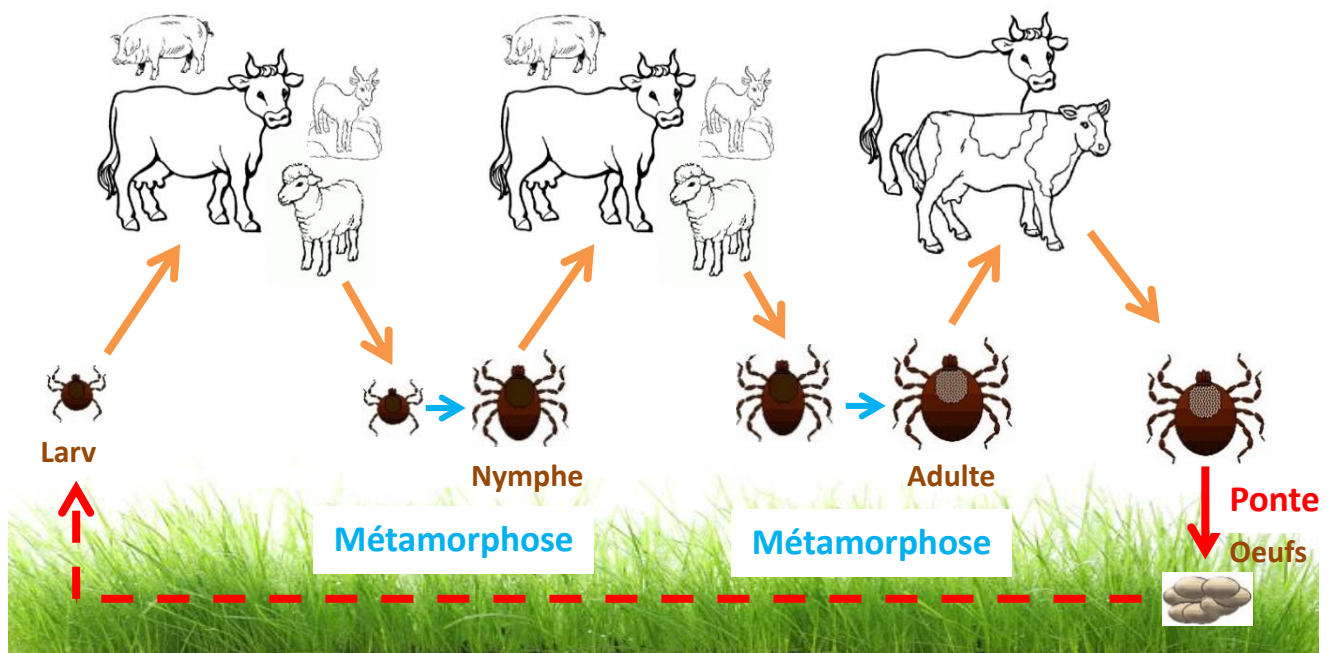


Figure 2. Cycle de la tique *Amblyomma variegatum* (d'après Chartier et al. 2000)

2.2. Nature des hôtes

La tique *A. variegatum* se nourrit sur un très large spectre d'hôtes : bovins, caprins, ovins, porcs, chevaux, chiens. Néanmoins, de nombreuses études ont confirmé le caractère télotrope d'*A. variegatum* (Figure 2): les tiques adulte se gorgent préférentiellement sur les grands herbivores, en particulier les bovins, larves et nymphes sont ubiquistes avec une préférence pour les herbivores (Petney et al. 1987).

A Madagascar, les espèces sauvages de grande taille sont peu nombreuses et peu abondantes. Le nombre de vertébrés hôtes potentiels d'*A. variegatum* est donc relativement limité. Seuls les tenrecs (*Tenrec ecaudatus*), mammifères insectivores endémiques de Madagascar, les fossas (*Cryptoprocta ferox*), mammifères féliniformes endémiques de Madagascar, les mangoustes (*Galidia elegans*) ou les hérons garde-bœufs (*Bubulcus ibis*) sont susceptibles de jouer un rôle dans le cycle biologique d'*A. variegatum*. Les rongeurs (*Rattus rattus*) ne sont pas des hôtes favorables aux stades immatures. Le rôle potentiel des hérons garde-boeufs dans la dissémination de la tique a été particulièrement étudié dans les Petites Antilles (Barré et al. 1995). Si celui-ci n'est porteur que de larves et de nymphes, en petites proportions, il représente néanmoins un moyen potentiel de dissémination de la tique.

3. Importance économique

La tique *A. variegatum* est l'une des espèces causant le plus de pertes directes et indirectes aux ruminants d'Afrique tropicale (Chartier et al. 2000; Stachurski et Lancelot 2006).

3.1. Pertes directes

Les pertes directes dues à l'action prédatrice et vulnérante de la tique provoquent chez les ruminants les dommages les plus importants, dont les principaux sont une altération de la croissance (perte de 50 g de poids vif par femelle gorgée) et la survenue de blessures parfois étendues de la mamelle, pouvant entraîner une forte diminution de la production laitière et une augmentation de la mortalité des veaux insuffisamment alimentés (Stachurski 2000).

3.2. *Amblyomma variegatum* : vectrice d'agents pathogènes

3.2.1. La coudriose

La coudriose, nommée *heartwater* en anglais, est une maladie tropicale mortelle des ruminants domestiques et sauvages (Peter et al. 2002) transmise par des tiques du genre *Amblyomma*. L'agent pathogène de cette maladie est une bactérie intracellulaire obligatoire *Ehrlichia ruminantium* (Dumler et al. 2001) auparavant dénommée *Cowdria ruminantium* (Cowdry 1925) appartenant à l'Ordre des Rickettsiales, Famille des Anaplasmatidae. Elle se manifeste par une fièvre élevée, une gastro-entérite aiguë et une péricardite exsudative, suivies de troubles nerveux graves. La maladie est présente à Madagascar mais le nombre de foyers est inconnu (OIE, 2005-2012). On la retrouve aussi dans toute l'Afrique subsaharienne ainsi que dans d'autres îles de l'Océan indien (Réunion, Comores et Mayotte) et dans certaines îles de la Caraïbe (OIE, 2005-2012).

3.2.2. La dermatophilose

C'est une dermatose infectieuse et transmissible due à un actinomycète, *Dermatophilus congolensis*, retrouvée dans le monde entier. Cette dermatose n'est pas transmise par *A. variegatum* mais la fixation de la tique est liée à l'apparition des signes cliniques (Barré 1989). Les relations entre *A. variegatum* et la dermatophilose ont été étudiées par Martinez et al. (1992) qui ont montré

l'existence de substances immunosuppressives dans la salive de la tique réduisant la réponse immunitaire contre la bactérie. La dermatophilose sévit le plus souvent sous forme chronique et se caractérise par des lésions cutanées (croûtes, dépilations...), suivies d'un amaigrissement rapide, pouvant aller jusqu'à la mort de l'animal. La maladie reste peu importante en nombre de cas et en incidence économique à Madagascar (Ranaivoson et al.1986).

3.2.3. Autres maladies transmises

La tique est également vecteur d'autres maladies dues à des protozoaires, mais dont l'importance économique est faible (theilériose à *T. mutans* des bovins ; ehrlichiose bovine à *Ehrlichia bovis*) ou nulle (theilérioses non pathogènes comme *Theileria velifera* chez les bovins) (Chartier et al. 2000).

4. Répartition géographique d'*Amblyomma variegatum*

4.1. Répartition mondiale

La tique *A. variegatum* est aujourd'hui présente dans les Antilles, dans plus de trente pays d'Afrique ainsi qu'aux Comores, Madagascar et les Mascareignes (Figure 3). C'est l'espèce du genre *Amblyomma* ayant la plus large répartition sur ce continent (Chartier et al. 2000).



Figure 3. Répartition géographique d' *Amblyomma variegatum* (d'après Chartier et al. 2000)

5. L'environnement malgache

5.1. L'île de Madagascar

L'île de Madagascar est située au sud-est de l'Afrique (latitudes sud : 11°57 et 25°29, longitudes est : 43°14 et 50°27) dont elle est séparée par le Canal de Mozambique. Elle compte environ 14 600 000 habitants avec 77,8% vivant en milieu rural dont 76,7% vivent en dessous du seuil de pauvreté et 61% sont analphabètes (Rasambainarivo et al. 2006). L'agriculture leur fournit la principale source de revenu, elle se caractérise par une multitude de petites exploitations (surfaces cultivées moyennes de 1,2 ha) qui associent plusieurs activités (culture et élevage) et dont les produits sont principalement orientés vers l'autoconsommation (Rasambainarivo et al. 2006).

Madagascar se caractérise par un troupeau bovin/zébu (environ 10 000 000 de têtes) et ovin/caprin (environ 2 300 000 de têtes) important bien que l'insécurité dans le milieu rural pousse un grand nombre d'éleveurs à réduire le nombre de cheptel. Le système d'exploitation extensif domine largement l'élevage en milieu rural, les zébus y sont essentiellement utilisés pour les travaux agricoles. Les bovins sont orientés vers la production laitière, surtout pratiquée dans les régions périurbaines de manière intensive (Rasambainarivo et al. 2006).

A Madagascar, la tique *A. variegatum* est distribuée sur une grande partie du pays mais sa présence reste limitée par des conditions arides rencontrées sur la côte sud (moins de 275 mm de pluie et saison sèche particulièrement longue) (Figure 4). Sa présence sur la côte a été confirmée récemment lors d'une enquête épidémiologique sur les maladies transmises par les tiques (Raliniana 2003) complétant ainsi les données sur la répartition géographique d'*A. variegatum* sur les côtes. Elle était jusqu'alors rare sur les Hauts Plateaux où sa présence était liée à une introduction saisonnière par le bétail infesté en route vers les abattoirs des grandes villes (Fianarantsoa, Antsirabe et surtout Antananarivo) venant du moyen-est, moyen-ouest et sud. Les tiques étaient réputées ne pas pouvoir s'installer à cause de températures trop rigoureuses à ces altitudes (Uilenberg et al. 1979).

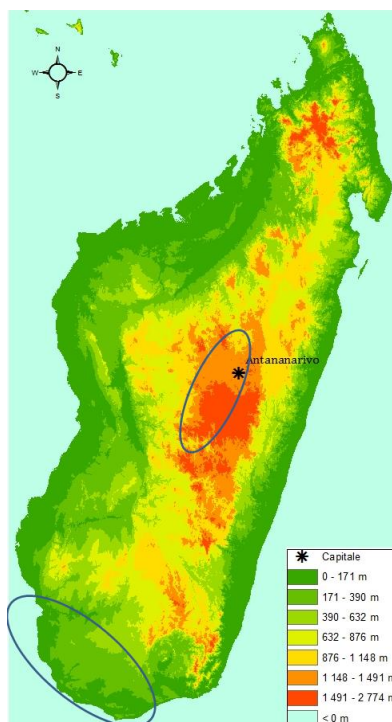


Figure 4. Zones d'absence (cercles bleus) d'*Amblyomma variegatum* à Madagascar (d'après Raliniaina 2003 et Walker et al. 2003)

5.2. Dynamique saisonnière de la tique

Madagascar est soumis au climat tropical caractérisé par une alternance des pluies (novembre – avril) et de saison sèche (mai – octobre), dont les longueurs varient d'une région à l'autre. La saison sèche peut être ainsi particulièrement fraîche sur les Hauts Plateaux (Rasambainarivo et al. 2006).

Le cycle saisonnier de la tique *A. variegatum* est nettement prononcé : les différents stades se succèdent au cours de l'année (Stachurski et al. 2010). Les adultes sont abondants pendant la saison des pluies, le pic d'infestation intervenant au cours des premiers mois de cette saison (Petney et al. 1987; Stachurski 2006). Les larves infestent les animaux en fin de saison des pluies, 4 mois environ après le pic d'infestation par les femelles, durée nécessaire à la ponte et à l'incubation des œufs (Petney et al. 1987). Les nymphes infestent les animaux en saison sèche, plus précisément au cours de la première moitié de la saison sèche, dite saison sèche "froide". Seule la côte est de l'île de Madagascar semble échapper à la règle, avec une forte pluviométrie répartie sur toute l'année (plus de 2 000 mm de pluie / an): il est possible d'y observer tous les stades de la tique tout au long de l'année selon les autorités vétérinaires.

5.3. Température et métamorphose de la nymphe à l'adulte

La température est considérée comme l'un des facteurs extrinsèques des plus importants car pouvant agir sur la métamorphose ou être un facteur de mortalité (Yonow 1995). L'influence de la température sur la métamorphose de la nymphe à l'adulte a fait l'objet d'études expérimentales sur des tiques tropicales : *Rhipicephalus appendiculatus* au Kenya (Branagan 1973), *Amblyomma variegatum* en Zambie (Pegram et Banda 1990) ou encore *Amblyomma variegatum* au Burkina Faso (Stachurski et al. 2010). Une tendance générale se dégage de ces études : les températures inférieures à 12-14°C ralentissent la métamorphose et augmentent la mortalité nymphale, les températures supérieures à 35-40°C peuvent être responsables de mortalités nymphales (Branagan 1973).

Outre la température, la nymphe de la tique *A. variegatum* a besoin de substrats humides, donc de précipitations, pour son développement (Chartier et al. 2000). Une humidité relative inférieure à 75-80% augmente la mortalité nymphale (Pegram et Banda 1990; Yonow 1995). Cependant, bien que l'humidité relative au niveau du sol soit souvent inférieure à cette valeur en pleine saison sèche, elle resterait proche de 70% dans les fissures et les anfractuosités, ce qui suffirait à assurer la survie des tiques tropicales selon Minshull et Norval (1982).

D'autres facteurs biotiques tels que la prédation par les araignées ou les fourmis peuvent avoir un impact sur la probabilité de métamorphose des nymphes à l'adulte d'*A. variegatum* (Stachurski et al. 2010).

III. Détermination de seuils de température pour la métamorphose de la nymphe gorgée à l'adulte de la tique *Amblyomma variegatum*

A Madagascar, des bovins de la région des Hauts Plateaux ont été trouvés infestés par la tique *Amblyomma variegatum* (P. Rahajarison, thèse de médecine vétérinaire en cours, 2010). Il y a 30 ans, on considérait que la tique ne pouvait s'installer à ces altitudes (Uilenberg et al. 1979). Il est très probable qu'il existe un lien entre le développement de la tique et les conditions climatiques de la région (température, humidité relative et pluviométrie).

Pour répondre à cette question, nous avons voulu déterminer des paramètres seuil de température pour la métamorphose de la nymphe à l'adulte de tique *A. variegatum*. Pour cela, des cohortes de nymphes gorgées ont été suivies en conditions pseudo-naturelles sur différents sites de la région concernée. Des relevés climatiques ont été effectués en parallèle. Un modèle de métamorphose en fonction de la température a ensuite été construit et a utilisé les données obtenues sur le terrain afin d'estimer les paramètres.

1. Matériel et méthodes

1.1. Protocole expérimental

1.1.1. Villages sélectionnés

L'étude s'est déroulée dans la région d'Antananarivo à Madagascar de juin à novembre 2010 et 2011, c'est-à-dire pendant la saison froide et le début de la saison des pluies. Pour chaque année, trois sites d'étude à différentes altitudes ont été sélectionnés, après une campagne d'enquêtes de répartition menée dans les régions d'Anjozorobe-Mangamila et d'Antsirabe-Ambatolampy en 2010 (Annexe 1 Figure 14).

En 2010

- Mananta (Site M : altitude 1 215m) : la tique est présente depuis 5-10 ans mais, selon les éleveurs, les bovins ne sont jamais fortement infestés.

- Ambatomahamanina (Site T : altitude 1 415m) : les animaux sont régulièrement infestés par la tique.
- Ambohibe (Site A : altitude 1 435m) : les éleveurs ne connaissent pas la tique ou certains ne l'ont vu qu'occasionnellement sur des animaux achetés dans d'autres régions.

En 2011

- Antsangambatonintaola (Site N : altitude 1 600m) : les éleveurs affirment que les animaux sont régulièrement infestés par la tique.
- Anteza (Site Z : altitude 1 790m) : Situation non précisée
- Tsiafajavona, Station du FIFAMANOR (Site F : altitude 1 980m) : la tique n'est pas présente selon les éleveurs, même lorsque des bovins infestés achetés sur le marché d'Ambatolampy y sont introduits.

1.1.2. Type et placement des cages

Des cages contenant des cohortes de nymphes gorgées ont été placées sur chaque site, dans une zone habituellement pâturée par les bovins. Le site retenu devait présenter des zones d'ombre et la végétation être constituée d'herbes pérennes hautes (Figure 5).

Chaque cage a été fabriquée au centre FOFIFA-DRZV à Antananarivo. Elle se composait d'une armature de fer (dimension : 50 x 50 x 50 cm) recouverte de tulle de moustiquaire blanche. Sur le terrain, le cadran inférieur de chaque cage était placé à une profondeur d'environ 2 cm de la surface du sol. L'espacement entre les cages variait selon les touffes d'herbe présentes et pouvait aller jusqu'à 3 m. Une distance de 60 cm était néanmoins conservée entre chaque cage puisque à chaque retrait de cage, la zone était traitée avec de la deltaméthrine.



Figure 5. Zones de dépôt des cages sur les sites A et M (Cliché Guinat C.)

1.1.3. Type d'élevage des villages

La très grande majorité des animaux (bovins, caprins, porcs) est élevée selon le mode traditionnel : à l'attache autour d'un piquet déplacé chaque jour. Cet élevage au piquet permet une bonne surveillance des animaux, surtout vis-à-vis des voleurs. Peu d'agriculteurs font pâturer leurs animaux hors des terres du village et nombreux sont ceux qui produisent de la paille de riz en saison sèche. Les bovins sont parqués tous les soirs dans un enclos près de chez l'agriculteur (Figure 6). Ils sont au nombre d'une cinquantaine pour chaque village sélectionné.



Figure 6. Photo de bovins parqués sur les sites A et M (Cliché Guinat C.)

Les bovins présents dans ces villages jouent essentiellement le rôle de bœufs de trait. Les agriculteurs ont pour habitude de traiter les animaux entrants et ceux présentant une infestation importante (plus de 20 tiques par bovin) en début de saison des pluies en utilisant dans la plupart des cas, deux à trois injections d'ivermectine. Le produit étant assez cher : environ 10 euros le flacon de 50 mL (1 mL/50 kg), une injection de 5 mL pour un bœuf de 250 kg revient à 1 euro pour l'éleveur.

En contrepartie de la participation à l'étude, les bovins (et autres ongulés domestiques) de chaque village ont été traités avec de l'ivermectine à la fin de l'expérimentation. Des conseils quant à la lutte contre la tique ont été apportés : si l'animal présentait plus de 20 tiques au début de la saison des pluies, nous préconisons 3 à 4 traitements à 15 jours d'intervalle. De plus, nous poussons fortement les agriculteurs à faire paître leurs animaux dans les rizières lors de la dernière coupe de riz, les nymphes se détachant à cette période ne peuvent survivre, la rizière étant bien trop exposée au soleil.

1.2. Relevés climatiques

A chaque altitude, un pluviomètre et un enregistreur TinyTag ont été placés à quelques mètres des cages contenant les nymphes. L'enregistreur a mesuré toutes les 15 min l'humidité relative et la température à 1 m du sol, en conditions ombragées.

Les données disponibles étaient :

- La température à 1 m du sol et l'humidité relative pour toute la période d'étude (de juin à novembre), sauf pour le site T (1 415 m) et le site Z (1 790 m) suite à des vols de matériel.
- La température à 1 m du sol et au sol de juin à octobre 2011 sur le site du FOFIFA-DRZV.
- La température à 1 m du sol et au sol de février à avril 2012 sur le site N (1 600 m).

Nous n'avons pas de données de pluviométrie, le système d'enregistrement s'est révélé défaillant en 2010 et 2011.

1.3. Gorgement des nymphes

Les nymphes ont été gorgées sur des lapins (*Oryctolagus cuniculus*) et des chèvres (*Capra aegagrus hircus*) du centre FOFIFA-DRZV, une semaine environ avant la date de début de suivi. C'était le temps nécessaire et suffisant (à 1 jour près) pour que les nymphes gorgées se détachent de l'animal. Des lots de 50 nymphes étaient placés dans des sacs collés à chaque oreille des animaux, fermés par des élastiques (Figure 7).



Figure 7. Sac sur les oreilles d'un lapin (à gauche), nymphes en gorgement sur une oreille de chèvre (à droite) (Cliché Guinat C.)

Nous ne pouvions pas mettre plus de tiques sur les animaux, d'une part parce qu'il n'y a pas suffisamment de place sur les oreilles de lapins ou de chèvres, et d'autre part si l'on met trop de tiques sur ces animaux, il peut apparaître des complications de type : congestion, œdème ou mortalité des tiques.

1.4. Constitution et mise en place des cohortes

Nous avons regroupé les nymphes gorgées en cohortes de 30 nymphes gorgées. Le nombre de nymphes par cohorte était dépendant du nombre de nymphes obtenues après gorgement. Les nymphes se détachant le même jour étaient placées dans des cohortes distinctes pour éviter une influence sur la durée de métamorphose.



Figure 8. Nymphes gorgées d' *Amblyomma variegatum* (à gauche), cages contenant les cohortes (à droite) (Cliché Guinat C.)

Chaque cohorte était ensuite placée dans une cage (Figure 8). Puis, sur chaque site, nous avons déposé une série de cages à des dates différentes. En 2010, les dates de dépôt correspondaient au: 3 juin, 1er juillet, 29 juillet et 29 août. En 2011, les dates de dépôt correspondaient au: 24 juin, 21 juillet et 18 août. Un tirage au sort d'une cage était ensuite effectué sur chaque site à intervalles de temps réguliers, toutes les 3 semaines en 2010 et tous les 15 jours en 2011 afin de procéder à l'observation des tiques. Le nombre de cages par série devait être suffisamment important pour pouvoir recouvrir la période d'étude sans augmenter d'avantage le coût et la durée des déplacements.

1.5. Observations des tiques

A chaque relevé, les tiques retrouvées ont été différenciées selon leur stade. Nous avons obtenu les catégories suivantes : nymphe mobile, nymphe immobile, nymphe morte, tiques disparues, adulte vivant, adulte mort.

2. Description des données obtenues

Nous avons décrit graphiquement les données obtenues sur le terrain et en étuve avec l'aide du logiciel R d'accès libre et gratuit (R Development Core Team, 2012) qui possède une large collection d'outils graphiques, téléchargeable à <http://www.r-project.org>. Les packages suivants ont été utilisés : *tdisplay* pour l'importation de données, *gam* pour les modèles additifs généralisés.

2.1. Les tiques

2.1.1. Données brutes

Les données obtenues pour 2010 et 2011 sont de la forme d'une table, présentée en exemple en Annexe 2 par le Tableau 2 pour le site T.

Nous avons formulé des règles de décision afin de simplifier la prise en compte des données de tiques pour la détermination des paramètres seuil de température pour la métamorphose.

Règle 1 : Le nombre de nymphes retrouvées vivantes correspondait à la somme des nymphes mobiles pendant l'observation d'une cage donnée et des nymphes immobiles métamorphosées en étuve.

Règle 2 : Le nombre de nymphes retrouvées mortes correspondait à la somme des nymphes mortes pendant l'observation d'une cage donnée et des nymphes immobiles non métamorphosées en étuve.

2.1.2. Approximation des taux instantanés

La métamorphose, la mortalité et la disparition des nymphes sont des événements compétitifs, l'occurrence de l'un empêche la future occurrence de l'autre (Lesnoff et al. 2007). Soient N_i , le nombre initial de nymphe à t_0 , $n_{adultes}$, le nombre de nymphes adultes, $n_{nymphes\ mortes}$, le nombre de nymphes mortes, $n_{tiques\ disparues}$, le nombre de tiques disparues et N_f , le nombre final de nymphes à t_1 . Sous l'hypothèse de répartition uniforme des événements dans le temps de suivi, le taux instantané de métamorphose, peut être estimé par (Annexe 3):

$$h_{m\acute{e}tamorphose} = \frac{n_{adultes}}{\frac{N_i + N_f}{2}}$$

Nous avons représenté ce taux en fonction des temps de suivi des cohortes (Figure 9). Le taux de métamorphose était quasiment nul avant 50 j et il augmentait avec le temps de suivi.

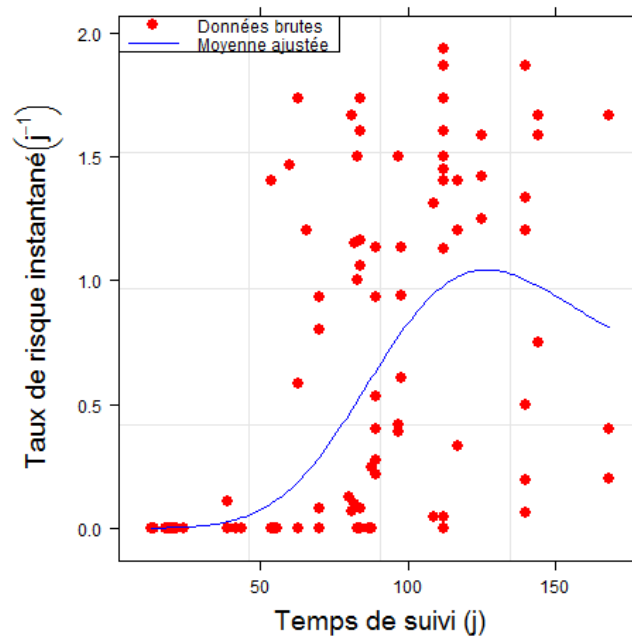


Figure 9. Taux instantanés de métamorphose des sites 2010 et 2011 selon le temps de suivi

2.2. Données climatiques

2.2.1. Température

Les séries chronologiques des températures ont été tracées entre juin et novembre pour l'année 2010 et 2011 (Annexe 4, Figure 15). Elles ont mis en évidence l'absence de relevés sur certaine période des sites T, Z et N, suite à des problèmes d'enregistrements de données. Ainsi, dans notre analyse, nous n'avons pas tenu compte des données de survie dépourvues de relevés de température.

De plus, puisque les relevés de température de 2010 et 2011 ont été pris à une distance de 1 m du sol, ils représentaient les températures de l'air, différentes de celles subies au sol par les tiques. Nous n'avons pas tenu compte de cette différence dans notre analyse : les seuils de température étaient relatifs aux conditions observées à 1m du sol.

Enfin, l'enregistreur placé sur le site T a été placé à partir de fin juin, à près d'1 km du site où les cages ont été installées. Les données météorologiques enregistrées ne reflétaient donc pas

exactement les conditions climatiques subies par les tiques. Néanmoins, nous avons décidé de conserver ces données pour avoir suffisamment d'échantillons dans l'analyse.

2.2.2. Humidité relative

Nous n'avons pas tenu compte de l'influence de l'humidité relative sur le devenir des nymphes gorgées car les valeurs d'humidité relative quotidiennes étaient assez proches de 100% tout au long de la période d'étude. Les nymphes n'ont donc pas souffert de la dessiccation.

2.3. Résultats des descriptions

2.3.1. Métamorphose

Les données ont montré que le processus de métamorphose était fonction de la température au cours du temps de suivi et que plus précisément (Figure 9) :

- **Le taux de métamorphose était nul avant un seuil de degrés cumulés pendant le temps de suivi.**
- **Passé ce seuil, le taux de métamorphose augmentait avec les degrés cumulés sur le temps de suivi.**

Ces résultats nous ont permis de mettre en évidence le lien entre la température et le processus de métamorphose, ce qui a fourni des indications pour l'étape ultérieure de construction d'un modèle de métamorphose permettant d'estimer les paramètres seuil de température pour la métamorphose des nymphes en adultes à partir des observations.

2.3.2. Métamorphose et degrés jours

Nous avons considéré que la nymphe ne pouvait pas se métamorphoser tant que la température n'avait pas atteint une température minimale seuil durant un temps donné. **Pour effectuer la totalité de sa métamorphose, la nymphe avait besoin d'une constante de chaleur, appelée « Degrés * Jours », somme des températures effectives (au-dessus d'un seuil) nécessaires pour une métamorphose complète.**

Le Degrés * Jours en biologie est un outil empirique pour estimer la durée d'un développement en tenant compte de la température. Pour un lieu donné, c'est une valeur

représentative de l'écart entre la température d'une journée donnée et un seuil de température préétabli. Il est exprimé en degrés Celsius * jour.

Les températures T_i ont été relevées à 15 min d'intervalle, soit 96 valeurs par jour. Pour calculer le Degrés * Jours (DJ), nous avons sommé les 96 différences entre la température observée et le seuil de température de l'évènement « métamorphose » afin d'obtenir un cumul de températures sur une journée.

$$DJ = \sum_{i=1}^{96} 1(T_i > \theta_1)(T_i - \theta_1) \quad (1)$$

avec θ_1 , la température minimale seuil de métamorphose (la température au-dessous de laquelle le processus de métamorphose ne se réalise pas) et T_i , la température mesurée toutes les 15 min par le TinyTag. De plus, si $T_i < \theta_1$, alors $DJ = 0$.

Nous avons décidé de tenir compte des DJ cumulés sur les temps de suivi de chaque cohorte. Soient t_0 , la date d'origine et t_1 , la date de point. En effectuant la somme des $(t_1 - t_0)$ valeurs de DJ, nous obtenons un cumul de températures relatives à la métamorphose sur un temps de suivi.

$$DJ_{[t_0; t_1]} = \sum_{j=t_0}^{t_1} \sum_{i=1}^{96} 1(T_i > \theta_1)(T_i - \theta_1) \quad (2)$$

3. Modélisation de la métamorphose nymphe-adulte selon la température

Un des objectifs de ce travail est d'estimer les paramètres seuil de température pour la métamorphose de nymphes gorgées de tique *A. variegatum*. Dans cette partie, nous développons un modèle s'appuyant sur des données expérimentales. Ce modèle pourra ensuite être utilisé pour prédire les zones favorables à l'installation de la tique *A. variegatum* à Madagascar selon la température.

3.1. Principes de construction du modèle

Pour concevoir des programmes de lutte contre les tiques, il est utile de comprendre la dynamique de population de l'espèce cible sous différentes conditions saisonnières et climatiques et être capable de prédire les zones favorables à son installation. Les modèles sont des outils mathématiques fréquemment utilisés pour répondre à ce type de questions (Estrada-Peña 2002;

Estrada-Peña et al. 2011; Dobson et al. 2011). Nous avons développé un modèle de métamorphose des nymphes gorgées en adultes de la tique *A. variegatum* suivant la température.

3.2. Etape 1 : système dynamique à deux compartiments

La première étape consiste à décrire la dynamique de population de nymphes gorgées de la tique *A. variegatum*. Elle peut être représentée par un modèle conceptuel à compartiments et un système d'équations différentielles pour décrire le passage du stade de nymphe au stade adulte, en temps continu.

3.2.1. Système d'équations différentielles

Nous considérons une cohorte de nymphes gorgées de tique *A. variegatum*. Pour chaque nymphe et à chaque pas de temps, deux événements principaux peuvent survenir: a) rester au statut nymphe, b) se métamorphoser en adulte. Soient N_t la population de nymphes dans la cohorte, A_t la population d'adultes et h , le taux individuel de métamorphose. Le système dynamique au temps t peut être représenté par deux compartiments (Figure 10) :

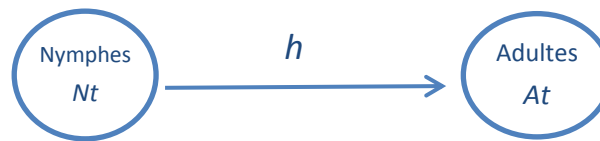


Figure 10. Nature des relations dans un système nymphe-adulte

Pendant un intervalle de temps dt , l'évolution de ce système est décrit par le système d'équations différentielles :

$$\begin{cases} \frac{dN_t}{dt} = -h N_t \\ \frac{dA_t}{dt} = h N_t \end{cases} \quad (3)$$

En imposant la contrainte $N_t + A_t = 1$, N_t et A_t peuvent être interprétés comme

- Les proportions de la population occupant chacun des compartiments au temps t .
- Les probabilités qu'un individu choisi aléatoirement au temps t soit une nymphe ou un adulte.

Le taux individuel de métamorphose, noté h , est l'inverse de la durée de métamorphose d'une nymphe. D'un point de vue biologique, h varie en fonction de la température et donc du temps (saison). Cette variation est représentée par la fonction $h(t)$.

L'intégrale:

$$I(t) = \int_{t_0}^{t_1} h(t)dt \quad (4)$$

représente le nombre de fois que la durée de métamorphose s'inscrit dans l'intervalle $[t_0 ; t_1]$.

3.2.1.1. Solution de l'équation différentielle

Soient N_{t_0} et A_{t_0} les populations initiales de nymphes et d'adultes au temps t_0 . La population de nymphes au temps t_1 est donnée par la solution de (3) :

$$N_{t_1} = N_{t_0} e^{-\int_{t_0}^{t_1} h(t)dt} \quad (5)$$

3.2.1.2. Probabilités de métamorphose individuelle

Avec $N_{t_0} = 1$, nous obtenons la probabilité qu'une nymphe à t_0 soit toujours une nymphe à t_1 ,

$$P_n = N_{t_1} = e^{-\int_{t_0}^{t_1} h(t)dt} \quad (6)$$

et la probabilité qu'une nymphe à t_0 soit métamorphosée en adulte à t_1 ,

$$P_a = A_{t_1} = 1 - e^{-\int_{t_0}^{t_1} h(t)dt} \quad (7)$$

3.3. Etape 2 : choix du modèle de métamorphose

La deuxième étape consiste à établir un lien mathématique entre la métamorphose et la température. Nous avons établi un modèle intégrant les connaissances disponibles sur les lois régissant la métamorphose de la nymphe en adulte avec la température (Sonenshine et al. 1993).

3.3.1. Seuils de température et de degrés * jours

Afin de faire intervenir dans le modèle les seuils de température et de DJ nécessaire au processus de métamorphose, nous avons défini le rapport des DJ du temps de suivi $[t_0 ; t_1]$ définis en (2) et des DJ du seuil de métamorphose, notés θ_2 par:

$$R(t) = \frac{\sum_{j=t_0}^{t_1} \sum_{i=1}^{96} 1(T_i > \theta_1)(T_i - \theta_1)}{\theta_2} = \frac{DJ_{[t_0 ; t_1]}}{\theta_2} \quad (8)$$

avec :

- T_i , la température mesurée toutes les 15 min par le TinyTag,

- θ_1 , la température minimale seuil de métamorphose
- θ_2 , le nombre de DJ à partir duquel la métamorphose peut se produire.

3.3.2. Modèles de métamorphose

La métamorphose est un long processus qui dépend de $R(t)$: dans un premier temps, le taux instantané de métamorphose est nul tant que les DJ du temps de suivi $[t_0 ; t_1]$ n'ont pas atteint un DJ du seuil de métamorphose (Sonenshine et al. 1993). Dans un second temps, lorsque les DJ du temps de suivi $[t_0 ; t_1]$ sont supérieurs au DJ du seuil de métamorphose, le taux instantané de métamorphose augmente (Sonenshine et al. 1993). Comme peu d'information est disponible sur le profil de la seconde partie, nous avons choisi de travailler avec deux fonctions mathématiques différentes représentant le taux instantané de métamorphose, en fonction de $R(t)$:

Modèle 1
$$h_1(t) = R(t)^{\theta_3} \quad (9)$$

Modèle 2
$$h_2(t) = \frac{\theta_4 R(t)}{1 + R(t)^{-f(\theta_3)}} \quad (10)$$

Les paramètres que nous voulons estimer sont :

- θ_1 : température minimale de métamorphose,
- θ_2 : DJ nécessaire pour la métamorphose,
- θ_3 : contrôle la forme de chaque modèle selon une fonction f ,
- θ_4 : facteur d'échelle (coefficient multiplicateur) du modèle 2.

Nous avons représenté graphiquement (Figure 11) les deux fonctions mathématiques (avec des valeurs choisies pour θ_3) par rapport à la droite d'équation $y = x$ (en pointillés gris) afin de faciliter la compréhension du processus de métamorphose décrit dans le paragraphe précédent.

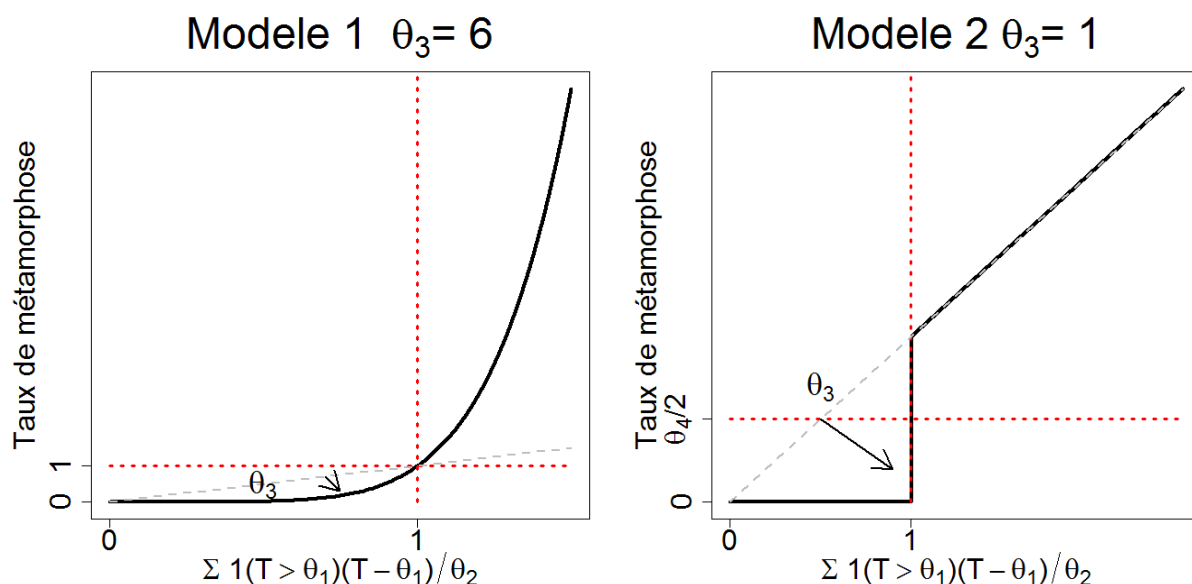


Figure 11. Modèle 1 avec $\theta_3 = 6$, Modèle 2 avec $\theta_3 = 1$

A la différence du modèle 1, le modèle 2 propose une relation linéaire entre le taux instantané de métamorphose et $R(t)$ lorsque les DJ du temps de suivi $[t_0 ; t_1]$ sont supérieurs au DJ du seuil de métamorphose.

3.4. Etape 3 : approche bayésienne

Dans cette troisième étape, nous nous intéressons à l'ajustement des modèles de métamorphose présentés en (9) et (10) aux données disponibles. Ces modèles sont définis à l'aide de nombreux paramètres. Le cadre bayésien d'inférence statistique (Annexe 5) permet de tenir compte des connaissances disponibles (référéncées dans la littérature ou obtenues expérimentalement) pour chaque paramètre dans le processus d'estimation des paramètres à partir des données (Bernardo et Smith 2000; Drosbeke et al. 2002).

3.4.1. Modèles statistiques

Etant donnée l'équation (16), la spécification du modèle statistique bayésien se décompose en deux éléments : le choix des distributions *a priori* des paramètres et la définition de la vraisemblance.

3.4.1.1. Distributions a priori

Une distribution *a priori* est définie pour chacun des paramètres du modèle. Cette distribution doit traduire les connaissances (dans la littérature, par l'expertise...) sur le paramètre avant l'observation des données à analyser. Nous avons voulu que les valeurs des paramètres des modèles soient essentiellement estimées avec l'information contenue dans les données de terrain : nous avons utilisé des distributions *a priori* non-informatives. Ces distributions ont donc une forme très aplatie et sont caractérisées par des lois uniformes ou exponentielles (Annexe 6 Tableau 3).

3.4.1.2. Vraisemblance

A chaque pas de temps, chaque individu de la cohorte peut avoir deux devenir possibles : a) rester au statut nymphe vivante, b) se métamorphoser en adulte. On répète $n_{i,j}$ fois cette expérience de façon indépendante (le nombre $n_{i,j}$ correspondant au nombre de nymphes vivantes et d'adultes de la cohorte) sur i sites ($i \in [1 ; 6]$) et pour j dates ($j \in [1 ; 96]$). On note $X_{n,i,j}$ et $X_{a,i,j}$ le nombre de nymphes et d'adultes obtenus au site i à la date j respectivement. Pour chaque expérience, $P_{n,i,j}$ et $P_{a,i,j}$ représentent la probabilité d'obtenir une nymphe et celle d'obtenir un adulte au site i à la date j respectivement définies en (6) et (7). La variable $X_{i,j} = (X_{n,i,j}, X_{a,i,j})$ suit alors une loi binomiale bivariée de paramètres $n_{i,j}$ (nombre total d'expériences) et $(P_{n,i,j}, P_{a,i,j})$ (probabilités des résultats de chacun des types). On note alors :

$$X_{i,j} \sim \text{Binomiale}(n_{i,j}, P_{n,i,j}, P_{a,i,j}) \quad (11)$$

La fonction de probabilité de la loi binomiale s'écrit de la façon suivante :

$$P(X_{n,i,j} = x_{n,i,j}, X_{a,i,j} = x_{a,i,j}) = \frac{n_{i,j}!}{x_{n,i,j}! x_{a,i,j}!} P_{n,i,j}^{x_{n,i,j}} P_{a,i,j}^{x_{a,i,j}} \quad (12)$$

pour $(x_{n,i,j}, x_{a,i,j}) \in \{(x_{n,i,j}, x_{a,i,j}) \in \mathbb{N}^2 : x_{n,i,j} + x_{a,i,j} = n_{i,j}\}$

La fonction de vraisemblance, notée $f(x | \theta)$ ou $L(x | \theta)$ (pour *likelihood* qui signifie vraisemblance en anglais), est une fonction de probabilités conditionnelles qui décrit les observations x en fonction des paramètres θ supposés connus.

Nous avons vu précédemment que les données $x_{1,1} \dots x_{i,j}$ sont indépendantes et identiquement distribuées (*iid*) selon une loi binomiale comme décrite en (11). La fonction de vraisemblance peut s'écrire

$$f(x | \theta) = \prod_{i=1}^s \prod_{j=1}^d P(X_{n,i,j} = x_{n,i,j}, X_{a,i,j} = x_{a,i,j}) \quad (13)$$

ou encore

$$f(x | \theta) = \prod_{i=1}^s \prod_{j=1}^d \frac{n_{i,j}!}{x_{n,i,j}! x_{a,i,j}!} P_{n,i,j}^{x_{n,i,j}} P_{a,i,j}^{x_{a,i,j}} \quad (14)$$

3.4.2. Estimation des paramètres par la méthode de simulations MCMC

Les calculs pour obtenir la distribution *a posteriori* des paramètres, $f(\theta | x)$ sont loin d'être évidents. Pour ce faire, une méthode de simulations de Monte Carlo par chaînes de Markov (MCMC) a été employée avec l'algorithme de Metropolis-Hastings (nombre d'itérations : 1.10^6). Les calculs ont été réalisés par David Pleydell (Institut National de la Recherche Agronomique) avec une version modifiée (« Robuste Adaptative Métropolis », (Vihola 2010)) de la fonction *MCMC()* du package *adaptMCMC*.

4. Résultats

4.1. Choix du modèle adéquat

Le modèle présentant la meilleure adéquation entre les données et les informations *a priori* est celui qui possède le Deviance Information Criterion (DIC) le plus faible et positif (Spiegelhalter et al. 2002). Ce critère est exprimé par :

$$DIC = \widehat{D(\theta)} + p_D$$

avec $\widehat{D(\theta)}$, la déviance attendue du modèle et p_D , le nombre efficace de paramètres.

Le modèle 2 est le plus adéquat : $DIC_2 = 2410 < DIC_1 = 2725$, il réalise le meilleur compromis entre qualité d'ajustement et simplicité.

4.2. Lois *a posteriori*

Pour chacun des paramètres θ_1 et θ_2 , une distribution *a posteriori* a été obtenue. Chaque distribution marginale *a posteriori* est généralement moins diffuse que celle définie *a priori*, indiquant que les données expérimentales ont pu informer sur la valeur du paramètre (Figure 12).

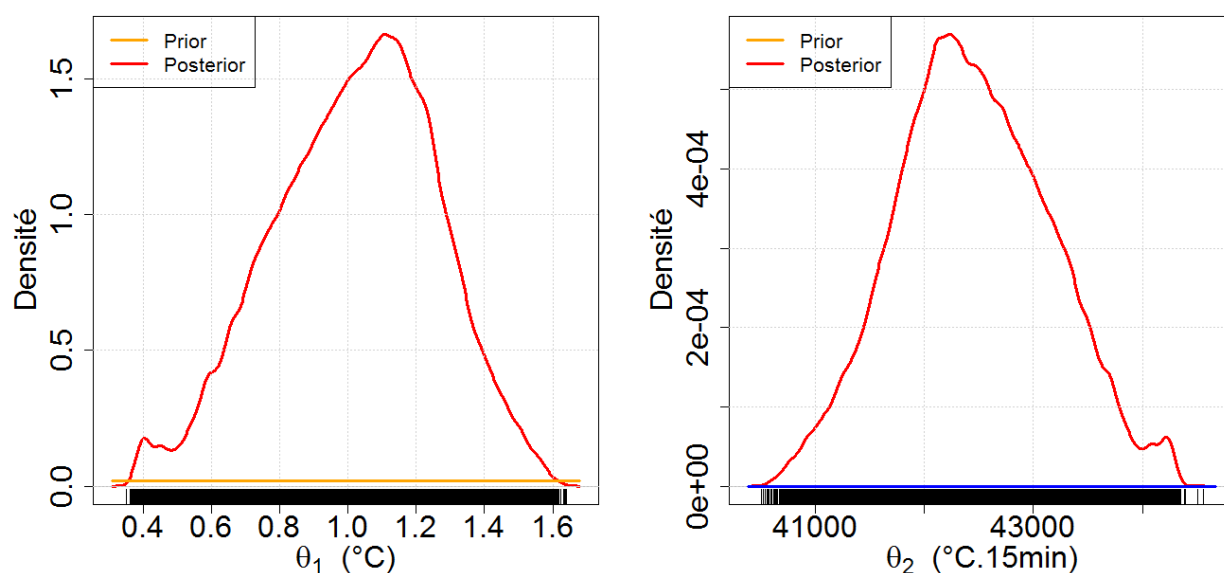


Figure 12. Distributions *a posteriori* des paramètres θ_1 (à gauche) et θ_2 (à droite) du modèle 2

Les points échantillonnés des distributions *a posteriori* ne sont plus uniformément dispersés mais concentrés autour d'une valeur moyenne. Les valeurs moyennes des paramètres et les intervalles de crédibilités correspondants sont présentés dans le Tableau 1.

	Moyenne	Intervalle de crédibilité 95%
θ_1 Température seuil (°C)	1,020	[0,54 ; 1,46]
θ_2 DJ seuil (°C.jour)	442,2	[428,3 ; 456,8]
θ_3 Paramètre de forme	0,996	[0,988 ; 0,999]
θ_4 Paramètre d'échelle	0,013	[0,012 ; 0,014]

Tableau 1. Valeurs des paramètres du modèle 2

La valeur moyenne de la température seuil de métamorphose est estimée à 1,02°C ($IC_{95\%} = [0,54 ; 1,46]$), elle correspond à la température de l'air au-dessous de laquelle la métamorphose est nulle. La valeur moyenne du DJ seuil de métamorphose est estimé à 42 450°C.15min ($IC_{95\%} = [41\ 120 ; 43\ 850]$) soit 442,2°C.jour ($IC_{95\%} = [428,3 ; 456,8]$), il correspond au DJ au-dessous duquel la métamorphose est nulle. Un exemple simple pour illustrer ce résultat: si la température de l'air est de 10°C, la durée de métamorphose sera environ de 44 jours. Si elle est de 20°C, elle sera environ de 22 jours. Néanmoins, il convient de comprendre que cette température n'est pas celle que subissent les tiques, protégées par les débris de végétaux et la terre où elles s'enfoncent légèrement et qui agissent comme un tampon. Il sera nécessaire d'identifier le lien entre la température de l'air et du sol.

4.3. Ajustement du modèle

Nous superposons les valeurs ajustées du modèle (par des lignes) et les données expérimentales (par des points) pour visualiser s'il existe des différences sur le pourcentage d'adultes selon le mois de la saison sèche sur le site A de 2010 (Figure 13).

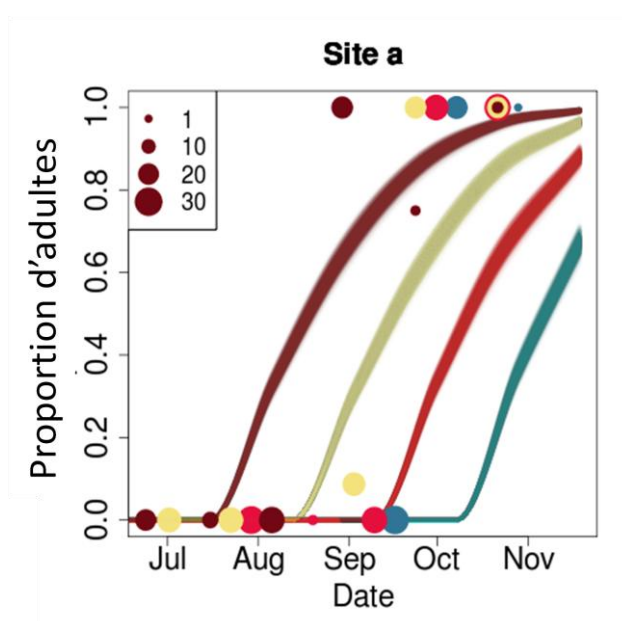


Figure 13. Pourcentages d'adultes selon le mois de saison sèche sur le site A de 2010 : données (points) et valeurs ajustées du modèle 2 (lignes)

Chaque ligne de couleur représente la proportion ajustée d'adultes, à partir d'une série de cohortes déposée à la date t_0 , sur le site A (Ambohibe: altitude 1 435m). Chaque point de couleur représente la proportion observée d'adultes, à partir d'une série de cohortes déposée à la date t_0 , sur le site A. Graphiquement, les valeurs ajustées par le modèle 2 sont proches des données.

IV. Conclusion et perspectives

1. Conclusion

Amblyomma variegatum est la tique africaine ayant la plus large distribution sur ce continent. Elle occupe toutes les zones climatologiques, seulement limitée au nord et dans la Corne de l'Afrique par des conditions arides (<400 mm) rencontrées en bordure du Sahel, et par les températures plus fraîches qui prévalent en région pré-tropicale tempérée d'Afrique australe. Cette grande ubiquité, jointe à un tropisme marqué pour les grands herbivores, dont le bétail, fait d'*A. variegatum* une espèce dont la dissémination et l'implantation hors de son aire d'origine est facilitée.

Les changements climatiques actuels sont susceptibles de modifier la répartition du vecteur et des agents pathogènes qu'ils transmettent. Un effort particulier tendant à une amélioration des connaissances sur la biologie de la tique est nécessaire pour éviter sa propagation vers des zones encore indemnes. Nous avons proposé de prendre appui sur l'exemple de la tique *A. variegatum* récemment trouvée sur les Hauts Plateaux de Madagascar, zone de l'île pourtant indemne il y a 30 ans et d'estimer les paramètres seuil de température pour la métamorphose de la nymphe à l'adulte.

Nous avons construit deux modèles de métamorphose de nymphes gorgées de la tique *A. variegatum* en adultes, en fonction de la température, dans la région des Hauts Plateaux de Madagascar. Ensuite, nous avons proposé la méthode d'analyse bayésienne de données de terrain sur les tiques et la température pour estimer les paramètres de ces modèles. En effet, l'approche bayésienne offre une méthode d'inférence assez simple : une fois les distributions *a priori* non-informatives définies, elle fournit une estimation des paramètres sous forme de distributions de probabilités en prenant l'information essentiellement contenue dans les données. La démarche permet de valider les connaissances sur la biologie de la tique et de soulever les questions interpellant les biologistes et écologues, aboutissant éventuellement à de nouvelles expérimentations et enquêtes de terrain. Il s'agit donc d'une démarche itérative entre modélisateurs et acarologues.

Les résultats actuellement obtenus montrent que la température **de l'air** doit être supérieure à $\theta_1 = 1,0^\circ\text{C}$ ($IC_{95\%} = [0,5 ; 1,5]$) et le DJ supérieur à $\theta_2 = 442^\circ\text{C.jour}$ ($IC_{95\%} = [428 ; 456]$) pour que la nymphe puisse se métamorphoser en adulte pendant la période la plus froide de l'année et favorise l'installation de la tique sur les Hauts Plateaux de l'île.

Il existe par ailleurs très peu d'estimations récentes de ces paramètres dans le reste du monde, mais des éléments laissent penser qu'ils restent encore sous-estimés.

D'une part, Campbell (1948) estime la température seuil de métamorphose de la nymphe à l'adulte d' *Ixodes ricinus* (Acari, Ixodidae), tique largement distribuée en Europe, à 7°C mais en conditions contrôlées. Comme la tique *A. variegatum* est rencontrée en région tropicale, nous nous attendions à une valeur de température seuil de métamorphose, estimée par le modèle, supérieure à celle de la tique des zones tempérées, sans doute proche de 15°C (Yonow 1995). Ça n'a pas été le cas à partir des données collectées sur les Hauts Plateaux malgache.

En effet, la température et le DJ seuils ont été obtenus en utilisant des relevés de température effectués **de l'air**, qui ne correspond pas à la température réellement subie par les tiques. Cela expliquerait la différence avec les résultats de Campbell (1948). La température du sol étant supérieure à celle de l'air, les valeurs des seuils de température et de DJ sont sous-estimées.

D'autre part, un dispositif expérimental mis en place *in vitro* en 2012 par le FOFIFA-DRZV à Madagascar a suggéré l'absence de métamorphose nymphale à une température de 2°C. En effet, afin d'étudier l'effet de basses températures sur la durée de métamorphose, des cohortes de nymphes avaient été placées dans une première étuve à l'Institut Pasteur de Madagascar (IPM) à une température fixe (2, 5 et 15°C) pendant un certain temps, puis dans une seconde étuve à température favorable à leur développement, entre 24 et 26°C (Branagan 1973). Les nymphes gorgées qui ont passées 20 jours à 2°C sont toutes mortes avant de se métamorphosées (9/9), la température seuil de métamorphose (**du sol**) devrait être supérieure à 2°C.

Des recherches sur la relation entre la métamorphose et la température sont encore attendues quant à l'estimation des seuils de température et de DJ de métamorphose. **D'autres modèles peuvent encore être envisagés**, un simple exemple : la relation entre la température et R(t) (rapport entre le DJ du temps de suivi $[t_0 ; t_1]$ et le DJ seuil de métamorphose) est linéaire ce qui ne repose sur aucune donnée empirique ou considération théorique : d'autres choix seraient possibles et mériteraient d'être explorés.

Enfin, les paramètres obtenus sont essentiellement destinés à informer sur les conditions climatiques rencontrées dans l'aire d'extension d'*A. variegatum* à Madagascar. Le même type de dispositif expérimental pourrait être effectué dans les Antilles, où la tique *A. variegatum* est présente et représente un risque d'introduction de la cowdriose sur le continent américain afin d'estimer à nouveau les seuils de température et de DJ de métamorphose et de les comparer avec ceux estimés sur l'île de Madagascar (Bram et al. 2002; Vachiéry et al. 2008).

Mais, nous pouvons raisonnablement penser les paramètres de température obtenus dans ce travail sont relativement indépendants du lieu et qu'ils seraient utilisables, éventuellement après réajustement, dans d'autres contextes géographiques. **Ils pourraient alors orienter les simulations récemment effectuées à partir d'images satellitaires pour évaluer en priorité les zones du continent américain favorables à *A. variegatum*, celles qui pourraient être frappées par la coudriose et où pourraient se développer des formes sévères de dermatophilose** (Estrada-Peña et al. 2007). Néanmoins, ils restent particulièrement pertinents dans leur principe pour Madagascar, car l'île est particulièrement frappée par le réchauffement climatique (Hannah et al. 2008; Raxworthy et al. 2008).

2. Perspectives

L'ensemble de ces travaux peut être étendu dans différentes directions :

2.1. Redéfinir les données tiques et température ?

Dans un premier temps, **des données supplémentaires pourraient aussi être intégrées dans le modèle**, ce qui n'a pas été fait faute de temps : des cohortes de nymphes ont été placées sur le site du DRZV en 2011 et le même type de suivi que pour les sites de 2010 et 2011 est effectué. Nous possédons par ailleurs pour ce site les relevés de températures au sol, dans les herbes et dans l'air. Ces données pourraient réajuster les valeurs des paramètres cherchés.

De même, nous pourrions améliorer l'estimation des paramètres **en utilisant des relevés de température effectués du sol**, températures réellement subies par les tiques. En effet, la température du sol étant supérieure à celle de l'air, les valeurs des seuils de température et de DJ sont sous-estimées.

La modélisation peut s'orienter vers des descriptions de plus en plus fines de la métamorphose **en intégrant davantage de données sur les facteurs abiotiques** (précipitations, humidité relative) **et les facteurs biotiques**, notamment ceux en relation avec les prédateurs de la tique qui ne sont pas pris en considération dans notre modèle. Avec ce type d'information, les paramètres seuil de métamorphose pourraient être réajustés en considérant les événements compétitifs, tels que la disparition ou la mortalité.

2.2. Pratique d'élevage et densité d'hôtes, autres facteurs ?

Sur certains des sites choisis lors des enquêtes de 2010, la tique *A. variegatum* est absente ou ne s'installe pas malgré l'introduction régulière de bovins infestés. Notre hypothèse première était que sur ces sites, les conditions climatiques, notamment la température, étaient défavorable à la métamorphose ou provoquait la mort des nymphes avant qu'elles ne puissent devenir adultes. Suite à l'analyse des données, nous avons pu constater que cette hypothèse était fausse : la majorité des nymphes survivent aux faibles températures des sites. Il faudrait, en contactant la station Météo d'Antananarivo, aussi vérifier qu'il n'y ait pas eu de « vagues » de froid sur un des sites - avec des températures bien plus basses que celles de 2010 et 2011 – pouvant réduire la population de tiques.

Néanmoins, les résultats indiquent qu'il existe d'autres facteurs que la température quant à la non-installation de la tique dans ces zones. Nous sommes donc retournés enquêter à Antatamokely et à Ambahorakely, deux villages éloignés de quelques kilomètres à l'ouest de Mangamila. Dans le premier village, la tique est présente depuis près de 40 ans et infeste régulièrement les bœufs (jusqu'à 20 tiques adultes par tête). Dans le second village, la tique est absente, les éleveurs ne l'observent que sur les bœufs achetés sur le marché (3 ou 4 tiques adultes par tête, gorgées ou non), en provenance de villages plus à l'ouest où la tique est présente.

La végétation et le climat de ces deux villages sont visiblement identiques, d'autant plus qu'une faible distance les sépare. Pourtant, la tique n'est toujours pas présente dans le second village. Des facteurs, sans doute autres que climatiques, semblent en être la raison :

- **Les pratiques d'élevage : les éleveurs du second village retirent manuellement les quelques tiques trouvées** sur les bœufs achetés et les traitent à l'entrée avec de l'ivermectine. Ensuite, **il n'arrive jamais que les bœufs des deux villages soient mélangés entre eux**, même aux pâtures ce qui réduit le risque d'infestation. Enfin, les éleveurs font **paître leurs bovins** dans les rizières durant la dernière coupe de riz en fin de saison sèche **où les conditions ne sont pas favorables à la survie des nymphes gorgées**, les herbes sont rases et le sol sec.
- **La densité d'hôtes : elle est faible pour la tique**, chaque village possède seulement un effectif de 160 et 100 têtes respectivement.

Un autre point nous indique qu'il existe d'autres facteurs que la température influençant la métamorphose des nymphes gorgées de la tique. Si le DJ seuil de métamorphose est de 442°C. jour,

les tiques placées, par exemple sur le site A le 3 juin, l'atteignent le 9 juillet. Or pour cette série, nous avons observé les premiers adultes le 23 septembre. De même, les tiques placées le 1^{er} juillet atteignent le DJ seuil de métamorphose le 10 août alors que nous avons observé les premiers adultes le 23 septembre. La métamorphose des nymphes placées sur le site A est retardée. Ces résultats indiquent qu'il existe d'autres facteurs autres que la température (végétation, humidité relative) régissant la métamorphose des nymphes gorgées en adultes.

V. Bibliographie

- Barré, N. 1989. « Biologie et ecologie de la tique *Amblyomma variegatum* (Acarina: Ixodina) in Guadeloupe (Antilles Françaises) ». Université Paris-Sud, Centre Orsay.
- Barré, N., G. Garris, E. Camus, et others. 1995. « Propagation of the tick *Amblyomma variegatum* in the Caribbean. » *Revue Scientifique et Technique-Office International des Épidémiologies* 14 (3): 841–855.
- Bernardo, Jose M., et Adrian Smith. 2000. *Bayesian Theory*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.
<http://cdsweb.cern.ch/record/1319894>.
- Bouattour, A., M. A. Darghouth, et A. Daoud. 1999. « Distribution and ecology of ticks (Acari: Ixodidae) infesting livestock in Tunisia: an overview of eighth years field collections. » *Parasitologia* 41: 5.
- Bram, R. A., J. E. George, R. E. Reichard, et W. J. Tabachnick. 2002. « Threat of foreign arthropod-borne pathogens to livestock in the United States ». *Journal of medical entomology* 39 (3): 405–416.
- Branagan, D. 1973. « Observations on the development and survival of the ixodid tick *Rhipicephalus appendiculatus* Neumann, 1901 under quasi-natural conditions in Kenya ». *Tropical Animal Health and Production* 5 (3): 153–165.
- Camicas, J. L., J. P. Hervy, F. Adam, P. C. Morel, et others. 1998. *The ticks of the world (Acarida, Ixodida): nomenclature, described stages, hosts, distribution*. Éditions de l'Orstom.
<http://www.cabdirect.org/abstracts/19990503448.html>.
- Campbell, J. A. 1948. « The life history and development of the sheep tick *Ixodes ricinus* Linnaeus in Scotland, under natural and controlled conditions ». PhD thesis, University of Edinburgh.
- Chartier, C., J. Itard, P. C. Morel, et P. M. Troncy. 2000. « Précis de parasitologie vétérinaire tropicale (collection Universités francophones) ». *Recherche* 67: 02.
- Cowdry, E. V. 1925. « Studies on the etiology of heartwater: I. Observation of a *Rickettsia*, *Rickettsia ruminantium* in the tissues of infected animals ». *The Journal of Experimental Medicine* 42 (2): 231.
- Cumming, G. S. 2002. « Comparing climate and vegetation as limiting factors for species ranges of African ticks ». *Ecology* 83 (1): 255–268.
- Cumming, G. S., et D. P. Van Vuuren. 2006. « Will climate change affect ectoparasite species ranges? » *Global Ecology and Biogeography* 15 (5): 486–497.
- Dobson, A.D.M., T. J. R. Finnie, et S.E. Randolph. 2011. « A Modified Matrix Model to Describe the Seasonal Population Ecology of the European Tick *Ixodes Ricinus* ». *Journal of Applied Ecology* 48 (4): 1017–1028.
- Droesbeke, J. J., J. Fine, et G. Saporta. 2002. *Méthodes bayésiennes en statistique*. Editions Technip.
http://books.google.fr/books?hl=en&lr=&id=qiosz4QkoJYC&oi=fnd&pg=PR7&dq=droesbeke+bay%C3%A9siennes&ots=pLOXPE77uG&sig=-J4dXHOwvPM_b_GXWLmvXhHc9pA.
- Dumler, J. S., A. F. Barbet, C. P. Bekker, G. A. Dasch, G. H. Palmer, S. C. Ray, Y. Rikihisa, et F. R. Rurangirwa. 2001. « Reorganization of genera in the families Rickettsiaceae and Anaplasmataceae in the order Rickettsiales: unification of some species of *Ehrlichia* with *Anaplasma*, *Cowdria* with *Ehrlichia* and *Ehrlichia* with *Neorickettsia*, descriptions of six new species combinations and designation of *Ehrlichia equi* and 'HGE agent' as subjective synonyms of *Ehrlichia phagocytophila*. » *International journal of systematic and evolutionary microbiology* 51 (6): 2145–2165.
- Estrada-Peña, A. 2002. « A simulation model for environmental population densities, survival rates and prevalence of *Boophilus decoloratus* (Acari: ixodidae) using remotely sensed environmental information ».

Veterinary parasitology 104 (1): 51–78.

Estrada-Peña, A., M. Martínez Avilés, et M. J. Muñoz Reoyo. 2011. « A population model to describe the distribution and seasonal dynamics of the tick *Hyalomma marginatum* in the Mediterranean Basin ». *Transboundary and Emerging Diseases* 58 (3): 213–223.

Estrada-Peña, A., R. G. Pegram, N. Barré, et J. M. Venzal. 2007. « Using invaded range data to model the climate suitability for *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) in the New World ». *Experimental and Applied Acarology* 41 (3): 203–214.

Gray, J. S., H. Dautel, O. Kahl, E. Lindgren, et others. 2009. « Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe ». *Interdisciplinary perspectives on infectious diseases* 2009.

Hannah, L., R. Dave, P. P. Lowry II, S. Andelman, M. Andrianarisata, L. Andriamaro, A. Cameron, et al. 2008. « Climate change adaptation for conservation in Madagascar ». *Biology Letters* 4 (5): 590–594.

Lesnoff, M., R. Lancelot, et C. H. Moulin. 2007. « Calcul des taux démographiques dans les cheptels de ruminants domestiques tropicaux: approche en temps discret ». *Cirad (Centre de coopération internationale de recherche agronomique pour le développement), Ilri (International livestock research institute). Editions Quae*.

Martinez, D., N. Barre, B. Mari, et T. Vidalenc. 1992. « Studies of the role of *Amblyomma variegatum* in the transmission of *Dermatophilus congolensis* ». *Tick Vector Biology, Medical and Veterinary Aspects*, (Springer, Berlin): 87–99.

Mendonça, F. 2004. « Rechauffement global et santé: Aspects généraux et quelques particularités du Monde Tropical ». *Annales de l'Association Internationale de Climatologie* 1: 157–175.

Minshull, J. I., et R. A. I. Norval. 1982. « Factors influencing the spatial distribution of *Rhipicephalus appendiculatus* in Kyle Recreational Park, Zimbabwe. » *South African Journal of Wildlife Research* 12 (4): 118–123.

Morel, P. C. 1966. « Etude sur les tiques du bétail en Guadeloupe et Martinique 1. Les tiques et leur distribution (Acariens, ixodoidea) ». *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux* 19 (3).

Pegram, R. G., et D. S. Banda. 1990. « Ecology and phenology of cattle ticks in Zambia: development and survival of free-living stages ». *Experimental and Applied Acarology* 8 (4): 291–301.

Peter, T. F., M. J. Burridge, et S. M. Mahan. 2002. « Ehrlichia ruminantium infection (heartwater) in wild animals ». *Trends in parasitology* 18 (5): 214–218.

Petney, TN, IG Horak, et Y. Rechav. 1987. « The ecology of the african vectors of heartwater, with particular reference to *Amblyomma hebraeum* and *A. variegatum* ». *Onderstepoort Journal of veterinary Research* (54): 381–395.

Raliniaina, M. 2003. *Etude Des Maladies à Tiques Des Bovins Dans La Côte Est. FOFIFA, DRZV*.

Ranaivoson, A., R. Ranaivoson, et D. Rambelomanana. 1986. « Epizootiologie et incidence de la dermatophilose bovine à Madagascar ». *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop* 39 (3-4): 279–287.

Rasambainarivo, J. H., et N. Ranaivoarivelo. 2006. « Country Pasture/Forage Resource Profiles ». <http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/Counprof/PDF%20files/Madagascar-English.pdf>.

Raxworthy, C. J., R. G. Pearson, N. Rabibisoa, A. M. Rakotondrazafy, J. B. RAMANAMANJATO, A. P. Raselimanana, S. Wu, R. A. Nussbaum, et D. A. Stone. 2008. « Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar ». *Global Change Biology* 14 (8): 1703–1720.

- Sonenshine, D. E., et others. 1993. *Biology of ticks. Volume 2*. Oxford University Press.
<http://www.cabdirect.org/abstracts/19950501281.html>.
- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. P. Carlin, et A. Van Der Linde. 2002. « Bayesian measures of model complexity and fit ». *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 64 (4): 583–639.
- Stachurski, F. 2000. « Invasion of West African cattle by the tick *Amblyomma variegatum* ». *Medical and Veterinary Entomology* 14 (4): 391–399.
- . 2006. « Attachment kinetics of the adult tick *Amblyomma variegatum* to cattle ». *Medical and Veterinary Entomology* 20 (3): 317–324.
- Stachurski, F., et R. Lancelot. 2006. « Footbath acaricide treatment to control cattle infestation by the tick *Amblyomma variegatum* ». *Medical and Veterinary Entomology* 20 (4): 402–412.
- Stachurski, F., S. Zoungrana, et M. Konkobo. 2010. « Moulting and survival of *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) nymphs in quasi-natural conditions in Burkina Faso; tick predators as an important limiting factor ». *Experimental and Applied Acarology* 52 (4): 363–376.
- Uilenberg, G, H Hoogstraal, et JM Klein. 1979. « Les tiques (Ixodoidea) de Madagascar et leur rôle vecteur ». Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar. numéro spécial.
- Vachiéry, N, H Jeffery, R Pegram, R Aprelon, V Pinarello, R.L Kandassamy, M Raliniaina, et al. 2008. « *Amblyomma Variegatum* Ticks and Heartwater on Three Caribbean Islands ». *Annals of the New York Academy of Sciences* 1149 (1): 191–195.
- Vihola, M. 2010. « Robust adaptive Metropolis algorithm with coerced acceptance rate ». *Statistics and Computing*: 1–12.
- Walker, A. R., et A. Bouattour. 2003. *Ticks of domestic animals in Africa: a guide to identification of species*. Bioscience Reports.
- Yonow, T. 1995. « The life-cycle of *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae): a literature synthesis with a view to modelling ». *International journal for parasitology* 25 (9): 1023–1060.

VI. Annexes

Annexe 1 : Localisation des sites de 2010 et 2011

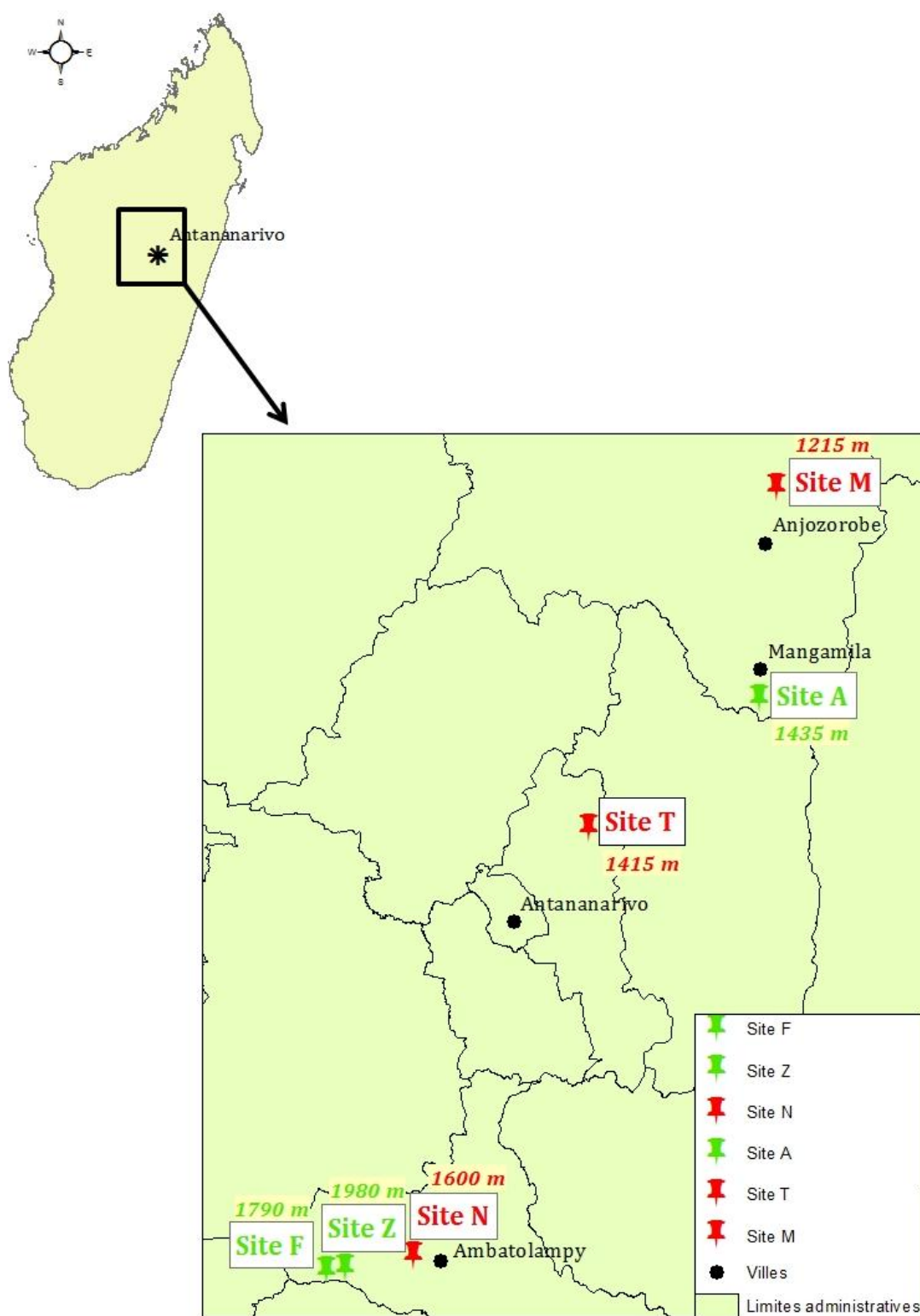


Figure 14. Localisation des sites d'étude avec l'altitude et la présence (couleur rouge) ou non (couleur verte) d' *Amblyomma variegatum*

Annexe 2 : Données entomologiques disponibles pour le site T

Site	t1	t2	Temps (j)	Total de nymphes	Nymphes mobiles	Nymphes immobiles	Nymphes mortes	Adultes vivants	Adultes morts	Tiques disparues	Etuve : Nymphes métamorphosées	Etuve : Nymphes mortes
Site_T	01/06/2010	22/06/2010	21	30	26	1	1	0	0	2	26	1
Site_T	01/06/2010	13/07/2010	42	30	2	25	2	0	0	1	23	4
Site_T	01/06/2010	03/08/2010	63	30	0	28	2	0	0	0	28	0
Site_T	01/06/2010	28/08/2010	88	30	0	29	1	0	0	0	29	0
Site_T	01/06/2010	21/09/2010	112	30	0	28	0	0	0	2	28	0
Site_T	01/06/2010	19/10/2010	140	30	0	14	0	9	0	7	6	8
Site_T	01/06/2010	16/11/2010	168	30	0	0	0	24	1	5	0	0
Site_T	29/06/2010	20/07/2010	21	30	28	0	2	0	0	0	27	1
Site_T	29/06/2010	10/08/2010	42	30	19	0	5	0	0	6	16	3
Site_T	29/06/2010	31/08/2010	63	30	27	0	2	0	0	1	27	0
Site_T	29/06/2010	21/09/2010	84	30	1	27	0	0	0	2	27	1
Site_T	29/06/2010	19/10/2010	112	30	2	16	4	1	0	7	16	2
Site_T	29/06/2010	16/11/2010	140	30	0	20	3	1	0	6	3	17
Site_T	27/07/2010	17/08/2010	21	30	28	0	2	0	0	0	23	5
Site_T	27/07/2010	07/09/2010	42	30	4	20	2	0	0	4	23	1
Site_T	27/07/2010	28/09/2010	63	30	0	29	1	0	0	0	28	1
Site_T	27/07/2010	19/10/2010	84	30	0	22	4	0	0	4	22	0
Site_T	27/07/2010	16/11/2010	112	30	0	4	1	23	1	1	0	4
Site_T	28/08/2010	21/09/2010	24	30	20	8	0	0	0	2	28	0
Site_T	28/08/2010	11/10/2010	44	30	0	15	15	0	0	0	0	15
Site_T	28/08/2010	02/11/2010	66	30	0	0	1	18	0	11	0	0
Site_T	28/08/2010	16/11/2010	80	30	0	18	1	3	0	8	17	1

Tableau 2. Données entomologiques disponibles pour le site T

Chaque ligne de la table représentait :

- Une **cohorte** correspondant à un lot de nymphes (ou une cage) d'âge et de statut nutritionnel homogène.

Chaque colonne de la table représentait :

- Le **Site** : A, M, T, N, Z, F
- La **date d'origine** (ou date de dépôt des cohortes) : elle correspondait au point de départ de la surveillance. Elle était caractéristique de la série et notée t_0 par la suite.
- La **date de point** (ou date de relevé des cohortes) : elle correspondait à la date choisie pour faire l'observation des tiques, notée t_1 par la suite.
- Le **temps de suivi** $[t_0; t_1]$ correspondait au délai entre t_0 et t_1 .
- Le **nombre total de nymphes** correspondait au nombre de nymphes vivantes déposées dans la cage à la date d'origine t_0 .
- Différentes catégories après observation à la date de point t_1 : **nymphes mobiles, nymphes immobiles, nymphes mortes, adultes vivants, adultes morts, tiques disparues.**
- Différentes catégories après la vérification de la viabilité sous étuve : **nymphes métamorphosées, nymphes mortes.**

Annexe 3 : Calcul des taux instantanés

Soient $n_{\text{évènement}}$, l'effectif d'évènements observés durant un temps de suivi et T , le temps total de présence des individus sur l'ensemble du temps de suivi. Le taux instantané h de l'évènement est estimé par (Lesnoff et al. 2007):

$$h = \frac{n_{\text{évènement}}}{T}$$

h peut être supérieur à 1 et doit être exprimé en unité temps⁻¹.

La quantification directe du temps total T de présence des nymphes métamorphosées, mortes et disparues nécessite un suivi individuel des individus. Nous sommes dans le cas où les seules données disponibles sont les effectifs initiaux et finaux. L'approximation est alors fondée sur l'hypothèse de répartition uniforme des disparitions, des mortalités et métamorphoses des nymphes dans le temps de suivi (Lesnoff et al. 2007). Sous cette condition, le temps moyen de présence dans l'unité d'une nymphe métamorphosée, morte ou disparue est d'un demi temps de suivi. Le temps de présence de l'ensemble des N_i nymphes est donc :

$$\begin{aligned} T_{\text{approx}} &= (N_i - n_{\text{adultes}} - n_{\text{nymphes mortes}} - n_{\text{tiques disparues}}) \times 1 \\ &\quad + (n_{\text{adultes}} + n_{\text{nymphes mortes}} + n_{\text{tiques disparues}}) \times \frac{1}{2} \\ T_{\text{approx}} &= N_i - \frac{n_{\text{adultes}} + n_{\text{nymphes mortes}} + n_{\text{tiques disparues}}}{2} \end{aligned}$$

Soit $N_f = N_i - n_{\text{adultes}} - n_{\text{nymphes mortes}} - n_{\text{tiques disparues}}$, l'effectif présent en fin de temps de suivi. Cette approximation de T peut s'écrire :

$$\begin{aligned} T_{\text{approx}} &= \frac{2N_i - (n_{\text{adultes}} + n_{\text{nymphes mortes}} + n_{\text{tiques disparues}})}{2} \\ &= \frac{N_i + (N_i - n_{\text{adultes}} - n_{\text{nymphes mortes}} - n_{\text{tiques disparues}})}{2} \\ T_{\text{approx}} &= \frac{N_i + N_f}{2} \end{aligned}$$

Le taux instantané de métamorphose peut être estimé par :

$$h_{\text{métamorphose}} = \frac{n_{\text{adultes}}}{T_{\text{approx}}} = \frac{n_{\text{adultes}}}{\frac{N_i + N_f}{2}}$$

Par analogie, les taux instantanés de mortalité et de disparition peuvent être estimés par :

$$h_{\text{mortalité}} = \frac{n_{\text{nymphes mortes}}}{\frac{N_i + N_f}{2}}; \quad h_{\text{disparition}} = \frac{n_{\text{tiques disparues}}}{\frac{N_i + N_f}{2}}$$

Annexe 4 : Suivi de la température sur les sites 2010 et 2011

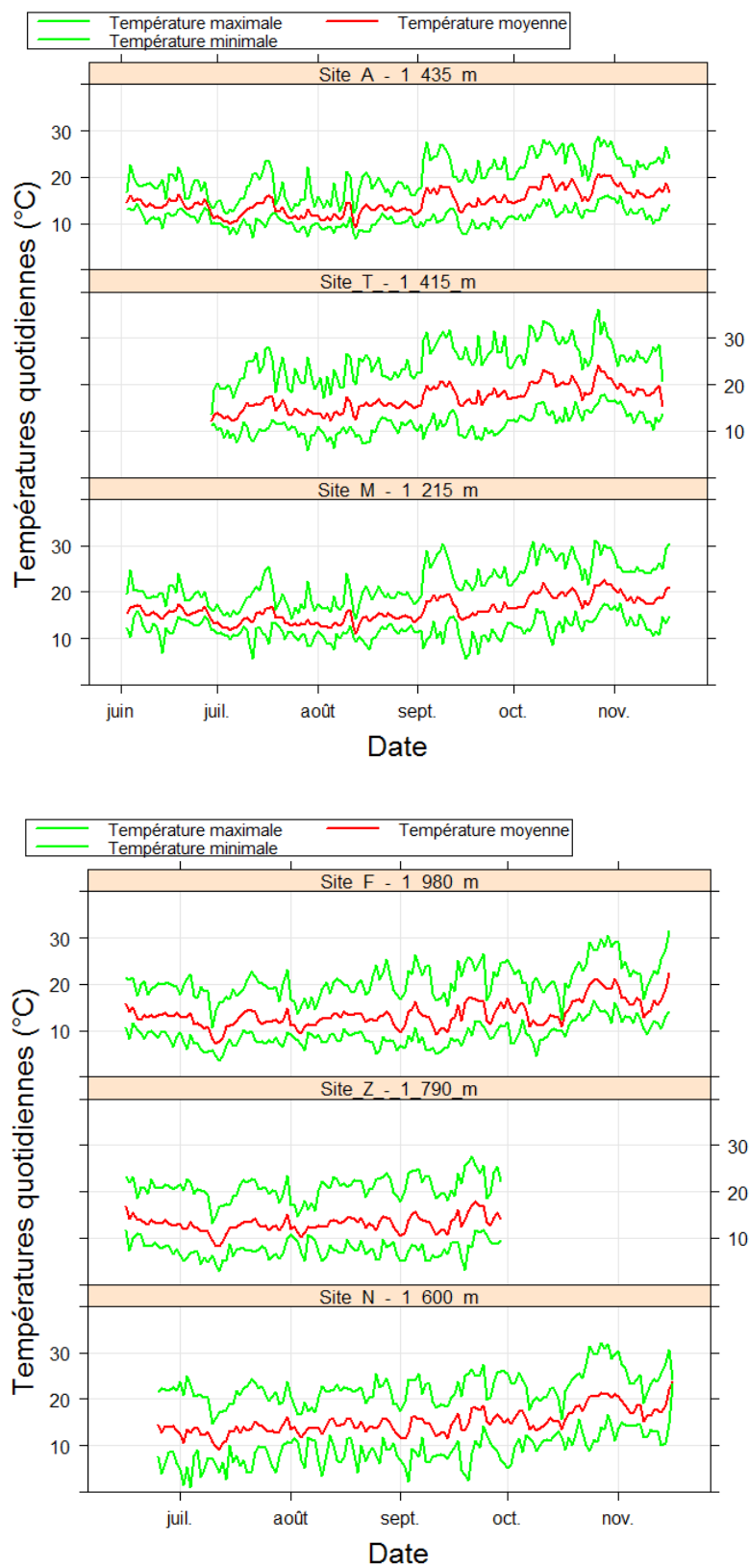


Figure 15. Températures quotidiennes moyennes, minimales et maximales 2010 et 2011

Annexe 5 : Inférence bayésienne

Toutes les quantités inconnues sont considérées comme des variables aléatoires, en particulier les paramètres des modèles, ensemble noté θ . Avant d'analyser les données expérimentales, une distribution de probabilité *a priori* $f(\theta)$ sur les valeurs possibles de θ est proposée pour chaque paramètre inconnu. Les distributions *a priori* sont ensuite mises à jour avec les nouvelles données expérimentales, pour conduire à une distribution de probabilité *a posteriori* (Figure 20). Cette mise à jour est réalisée selon le théorème de Bayes qui stipule que la distribution de probabilité *a posteriori* $f(\theta | x)$ est proportionnelle au produit de toutes les distributions *a priori* $f(\theta)$ et de la vraisemblance des données $f(x | \theta)$:

$$f(\theta | x) = \frac{f(x | \theta)f(\theta)}{f(x)} \quad (15)$$

Le dénominateur $f(x)$, fonction indépendante de θ , peut être interprété comme une constante nécessaire pour normaliser la fonction $f(\theta | x)$. Ainsi $f(\theta | x)$ est connue à une constante multiplicative près, ce que l'on note :

$$f(\theta | x) \propto f(x | \theta)f(\theta) \quad (16)$$

Cette formule peut se traduire verbalement par « Le *posterior* est proportionnel au produit de la vraisemblance par le *prior* ».

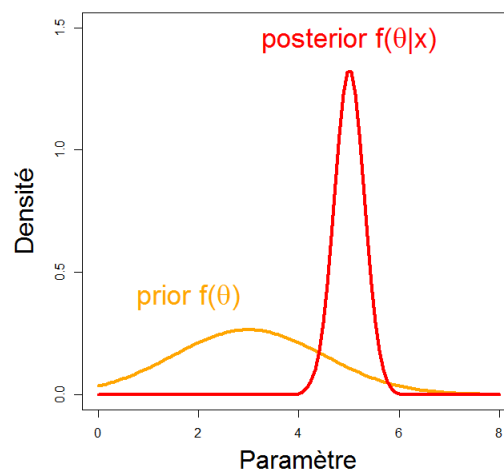


Figure 16. Philosophie de l'approche bayésienne

La distribution de probabilité *a posteriori* obtenue représente la connaissance sur les paramètres, incluant l'information contenue dans les données. Divers statistiques sur les paramètres (moyenne, écart-type...) peuvent ensuite être obtenues à partir des distributions *a posteriori*.

Annexe 6 : Distributions *a priori* non-informatives

Modèle	Distributions	Explications
Modèle 1	$\theta_1 \sim U(0, 50)$	θ_1 distribué selon une loi uniforme sur l'intervalle $[0 ; 50^\circ\text{C}]$
	$\log(\theta_2) \sim U(-\infty, +\infty)$	$\log(\theta_2)$ distribué selon une loi uniforme sur l'intervalle $[-\infty ; +\infty]$
	$\theta_3 \sim E(10^{-6})$	θ_3 distribué selon une loi exponentielle de paramètre 10^{-6}
Modèle 2	$\theta_1 \sim U(0, 50)$	θ_1 distribué selon une loi uniforme sur l'intervalle $[0 ; 50^\circ\text{C}]$
	$\log(\theta_2) \sim U(-\infty, +\infty)$	$\log(\theta_2)$ distribué selon une loi uniforme sur l'intervalle $[-\infty ; +\infty]$
	$\theta_3 \sim U(0, 1)$	θ_3 distribué selon une loi uniforme sur l'intervalle $[0 ; 1]$
	$\theta_4 \sim E(10^{-6})$	θ_4 distribué selon une loi exponentielle de paramètre 10^{-6}

Tableau 3. Distributions *a priori* non-informatives